
MBL/WHOI
0 0301 0011558 0

Gruppenweise Artbildung

unter spezieller Berücksichtigung

der Gattung Oenothera

von

Hugo de Vries
Professor der Botanik in Amsterdam

Mit 121 Abbildungen im Text und 22 farbigen Tafeln

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1913

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin.

Vorwort

In meiner Mutations-Theorie habe ich zu zeigen versucht, daß die Entstehung neuer Arten ebenso sehr ein Gegenstand experimenteller Forschung sein kann, wie jeder andere physiologische Vorgang. Äußere und innere Ursachen beherrschen die Artbildung; diese aufzudecken muß als eine wichtige Aufgabe betrachtet werden. Dabei wird man selbstverständlich von den wenigen bekannten Beispielen auszugehen haben, in der Überzeugung, daß gerade durch ihr Studium die Ermittlung weiterer Fälle erleichtert, ja vielleicht sogar erst ermöglicht werden wird.

Für das vorliegende Werk habe ich die gruppenweise Artbildung innerhalb der Gattung *Oenothera* gewählt. Sporadisch auftretende, isolierte Entstehungen neuer Arten sind vielleicht prinzipiell wichtiger, doch weiß man bis jetzt darüber noch so wenig, daß sie sich einem eingehenden Studium entziehen. Ich hege die Überzeugung, daß die Artbildung in zahllosen formenreichen Gruppen — seien sie Geschlechter oder Sammelarten — früher in derselben Weise stattgefunden hat, in der sie jetzt in meinem Beispiele sichtbar ist. Nur ist in den meisten jener Gruppen das Vermögen der Artbildung augenblicklich erloschen oder doch auf vereinzelte Typen beschränkt, welche es bis jetzt nicht gelungen ist, aus der Menge der Formen herauszufinden.

Gegen die Meinung, daß die Oenotheren als ein Beispiel normaler gruppenweiser Artbildung betrachtet werden dürfen, haben einige Verfasser sich ausgesprochen. Jedoch nicht auf Grund vergleichender Untersuchungen anderer formenreicher Gattungen. Vielmehr stützen sie sich auf eine scheinbare Übereinstimmung zwischen dem Mutationsvorgange und gewissen Bastardspaltungen, welche sich aus den MENDELschen Regeln berechnen lassen. Die Unrichtigkeit dieser Behauptung ist von anderen Seiten mehrfach ins Licht gestellt worden. Auch trifft der Angriff das Ziel nicht. Denn wenn auch die Vorgänge bei den Oenotheren, alle oder zum Teil jenen Regeln folgen würden, so würde solches ihren Wert als ein Beispiel des Mutationsprozesses keineswegs verringern, wenn nicht gleichzeitig dargetan würde, daß andere Fälle sich in anderer Weise verhielten.

Übrigens ist, nach meiner Erfahrung, eine Übertragung der Ergebnisse von mit immutabelen Arten angestellten Kreuzungsversuchen auf die entsprechenden Vorgänge bei mutabelen Formen durchaus nicht

gerechtfertigt. Sie führt nur zu leicht zu falschen Vorstellungen. Das erstgenannte Gebiet ist ein verhältnismäßig beschränktes, es wird, wie es scheint, in der Hauptsache von dem MENDELschen Gesetze beherrscht. Auf dem anderen Felde treten uns aber die Folgen von Kreuzungen in viel größerer Mannigfaltigkeit entgegen; erst hier entfalten sie den vollen Reichtum ihrer Erscheinungen. Hier zwingen sie uns, die einfachsten Vorstellungen zu ihrer Erklärung möglichst zu erschöpfen, bevor man nach komplizierteren Hypothesen greift. Zunächst sind die Erbschaftsträger jeder für sich zu betrachten, und dieses führt zu der Annahme verschiedener Lagen, von denen es sich zeigen wird, daß der aktive, der inaktive und der labile die wichtigsten sind. Erst wenn diese Hypothese zur Erklärung der beobachteten Tatsachen nicht mehr ausreicht, sind die gegenseitigen Beziehungen dieser Einheiten im Keimplasma zu Hilfe zu rufen. Sie eröffnen eine fast unerschöpfliche Quelle weiterer Hilfshypothesen. In diesem Gedankengange folge ich ganz den Prinzipien, welche ich über die Lagen der Einheiten und ihre Verkoppelung in meiner Mutations-Theorie niedergelegt habe, und welche seitdem von den meisten Verfassern, sei es auch mit manchen Abweichungen, angenommen worden sind.

Auch in der Besprechung der Literatur werde ich mich auf die Oenotheren beschränken. Eine eingehende Kritik entgegengesetzter Meinungen würde mich zu weit führen. Auch ohne sie ist mein Werk bereits zu umfangreich geworden. Auch scheint es mir, daß meine neuen Tatsachen ein allseitig in sich abgeschlossenes Gebiet beherrschen und ausreichen, wenigstens für dieses die Richtigkeit meiner Prinzipien darzutun. Deshalb betone ich nochmals, daß meine Untersuchung nur mutierenden Pflanzen und ihren nächsten Verwandten gilt, und daß ich über andere Fälle hier meine Meinung nicht auszusprechen wünsche.

Über die Einteilung des Stoffes bemerke ich, daß ich die Folgen von Kreuzungen zwischen *Oenothera Lamarckiana* und ihren Abkömmlingen, zwischen diesen und den nächstverwandten Arten, sowie zwischen letzteren unter sich, ganz unabhängig von dem Mutationsvorgange studieren und beschreiben werde. Erst im letzten Kapitel werde ich dann versuchen, auf Grund einer Vergleichung dieser beiden großen Gruppen von Erscheinungen, zu einem tieferen Einblick in das Wesen der gruppenweisen Artbildung zu gelangen.

Die Zeichnungen für die farbigen Tafeln sind vom Maler Herrn M. A. KOEKKOEK nach der Natur und in natürlicher Größe gemacht worden, dann aber für den Druck verkleinert. Die Photographien für die Textfiguren sind in meinem Versuchsgarten unter meiner Leitung aufgenommen worden.



Inhalt

Dritter Abschnitt

Zwillingsbastarde (Tafel XIII—XVIII)

Vierter Abschnitt

Pangenetische Untersuchung neuer Arten (Tafel XIX—XXII)

A. Einleitung

B. Progressive Mutanten

C. Retrogressive Mutanten

Fünfter Abschnitt

Die Ursachen des Mutierens

Verzeichnis der Tafeln

Einleitung

Die Entstehung der Arten durch Mutation führt zu der Hoffnung, diesen wichtigen Vorgang später regelmäßig dem direkten Studium unterwerfen zu können. Aufgabe des vorliegenden Werkes ist es Wege anzugeben, die voraussichtlich zu diesem Ziele führen können. Es soll dabei vom Bekannten ausgegangen und rein empirisch vorgeschritten werden. Andere Wege mögen auf Grund theoretischer Betrachtungen zu demselben Zwecke leiten; augenblicklich scheint es mir wichtiger auf diesem noch so wenig zugänglichen Gebiete neue Tatsachen zu ermitteln, welche die Erforschung des eigentlichen Problemes zu fördern versprechen.

Im Pflanzenreich ist die Gruppe der Oenotheren vorläufig die einzige, in der das Auftreten von Arten und Varietäten jeden Augenblick und von einem jeden beobachtet werden kann. Aus diesem Grunde muß sie einstweilen den Ausgangspunkt bilden. Aus ihrem Studium müssen die Prinzipien abgeleitet werden, welche dazu führen können auch andere, in der Erzeugung neuer Formen begriffene Arten zu entdecken. Solche gibt es meiner Überzeugung nach gewiß nicht wenige, doch fehlen uns die Mittel, sie zu erkennen. Es läßt sich erwarten, daß in ihnen der Vorgang der Artbildung teils nach denselben, teils nach anderen Modalitäten verläuft, als bei den Oenotheren, und daß sie somit geeignet sein werden, unsere Einsicht in die Erscheinung wesentlich zu erweitern.

Zweifelsohne sind weitaus die meisten der jetzt lebenden elementaren Arten gruppenweise entstanden. Ihre außerordentlich große Anzahl sowie ihre Anhäufung in vielen, namentlich in den polymorphen Gattungen und Großarten, zeigt dieses mit ausreichender Klarheit. Daneben treten in der Natur zerstreute, vereinzelte Mutationen auf, welche aber in vielen beobachteten Fällen sich auf untergeordnete Merkmale beziehen oder gar einfach den Ursprung zu Verlust-Varietäten geben. Dennoch ist es keineswegs ausgeschlossen, daß grade vereinzelte Mutationen in der Entwicklung des Stammbaumes des Pflanzenreichs die wichtigsten gewesen sind. Es können die großen Verzweigungen in diesem Bilde zwar aus Gruppen von gleichzeitig entstandenen Arten hervorgegangen sein; ebenso gut können sie ihren Ursprung vereinzelten Mutationen verdanken. Zwischen diesen beiden Möglichkeiten ist einstweilen eine endgültige Entscheidung noch nicht möglich.

Vereinzelte Mutationen aufzufinden und dem experimentellen Studium zugänglich zu machen, dürfte aber viel schwieriger sein als die Ermittelung von Gruppen von Artbildung und wird also wohl erst einen späteren Schritt in der ganzen Untersuchung darstellen.

Schließlich wird an den Forscher die Frage herantreten, Mutationen willkürlich hervorzubringen. Offenbar wird es eine sehr ausgedehnte sachliche Kenntnis fordern, diese Aufgabe in Angriff zu nehmen. Diese Kenntnis aber dürfen wir hoffen, durch das Studium der gruppenweisen Artbildung zu erreichen, und dies zeigt zugleich in welcher Weise dieses den Weg zu der endgültigen Hauptaufgabe zu bilden haben wird.

An die Erkenntnis der Gesetze der künstlichen Produktion von Neuheiten auf diesem Gebiete wird sich dann sofort der Wunsch anschließen, diese Methoden im Dienste der Praxis auszuarbeiten und für die Züchtung neuer landwirtschaftlicher Pflanzen und Tiere zu verwerten. Viele Arbeit wird erforderlich sein, und das Vorschreiten kann offenbar nur langsam stattfinden. Hauptsache ist es dabei aber, stets das Endziel klar vor Augen zu haben.

Kehren wir jetzt zu unserem Ausgangspunkte zurück. Es lag in dem Studium der gruppenweisen Artbildung unter den Oenotheren.

Wie jede andere Lebenserscheinung, so muß auch diese sowohl innere als äußere Ursachen haben. Im großen und ganzen bestimmen die ersteren was geschehen kann, die letzteren wann es geschehen soll. Die inneren Ursachen sind durch die vorhandenen Erbschaften bedingt, und es entsteht somit in erster Linie die Frage, ob diese Erbschaften sich noch etwa in anderen Erscheinungen äußern als in der Artbildung. Es lag auf der Hand hier zunächst die Bastardierung heranzuziehen, und zu erforschen, in wiefern deren Ergebnisse bei mutablen Pflanzen von den für nicht mutable Formen geltenden Regeln abweichen. Lassen sich solche Abweichungen mit den Mutationen in Verbindung bringen, so dürfte hier eine wichtige Andeutung für das Aufsuchen anderer mutablen Pflanzengattungen erwartet werden. Dieser Aufgabe ist der Inhalt des vorliegenden Werkes hauptsächlich gewidmet.

Fernerhin war es als möglich zu betrachten, daß Beziehungen zwischen der allgemeinen Variabilität und der Mutabilität obwalten. Es war ja diese Voraussetzung, welche mich im Anfang zum Auffinden der Mutationsvorgänge bei der *Oenothera Lamarckiana* geleitet hatte, als diese Pflanze sich mir durch ihren auffallenden Reichtum an extremen Varianten und teratologischen Bildungen weit kräftiger empfahl als die meisten anderen. Doch werde ich diesen Punkt erst am Schlusse berühren können.

Auch das Studium der äußeren Einflüsse habe ich nur nebenbei berücksichtigt und die Feststellung der Einzelheiten im wesentlichen bis nach dem vorläufigen Abschluß meiner ersten Aufgabe verschoben; zum Teil deshalb, weil unser Klima in Holland den Oenotheren bei weitem nicht in ausreichender Weise günstig ist. Einstweilen darf nur soviel als sicher betrachtet werden, daß günstige Lebensbedingungen die

Mutabilität wesentlich erhöhen, den Mutationskoëffizienten somit vergrößern, und daß die Oenotheren in dieser Beziehung auch für anscheinend geringe Schädlichkeiten, wie z. B. ein nur wenig verspätetes Auspflanzen im Frühling, in hohem Grade empfindlich sind. Sollte dasselbe auch bei anderen Pflanzen der Fall sein, so wird das Aufsuchen mutabeler Gruppen dadurch offenbar erschwert werden. Vielleicht liegt gerade darin die Ursache, weshalb solche bis jetzt noch nicht aufgefunden wurden.

Es ist von verschiedenen Schriftstellern versucht worden, die Bedeutung der bei den Oenotheren beobachteten Erscheinungen als für die Mutationstheorie unmaßgeblich darzustellen. Auf eine Kritik dieser entgegengesetzten Meinungen werde ich in diesem Buche nicht eingehen[1]. Die Theorie selbst ist von dem Werte dieses speziellen Beispieles durchaus unabhängig, wie ich an anderer Stelle ausführlich dargelegt habe. Nur die experimentelle Forschung ist einstweilen, solange sie keine anderen Angriffspunkte hat, auf diesen Fall angewiesen. Und daß dieser eine wahre Fundgrube neuer Tatsachen bildet, hoffe ich zuversichtlich, daß aus den folgenden Abschnitten hervorgeben wird.

[1]) Vergl. Die Mutationen in der Erblichkeitslehre, Okt. 1912, Berlin, Gebr. Borntraeger.

Erster Abschnitt

Die Entstehung der Arten durch Mutation

(Tafel I—IV)

Kapitel I

Isolierte und gruppenweise Artbildung

§ 1. Fluktuation und Mutation

Es ist Darwins unsterbliches Verdienst, gezeigt zu haben, daß die Entstehung von Arten und Varietäten in der Natur denselben Gesetzen folgt als in der Kultur, und daß auch die Gattungen, Familien und größeren Gruppen nur in derselben Weise entstanden sein können. Die Zuchtwahl war das Hauptmittel der Praxis, und so versuchte er auch in der Natur die Erscheinungen durch Zuchtwahl, d. h. durch natürliche Auslese zu erklären. Leider waren damals die praktischen Methoden nur ungenügend verstanden; es wurden durchaus verschiedene Vorgänge der Variabilität zusammengeworfen und zwar aus dem einfachen Grunde, daß sie in der Praxis in derselben Weise behandelt werden konnten.

Ein genaueres Studium hat aber gezeigt, daß die künstliche Auslese in einigen Fällen zu Rassen führt, welche früher oder später von ihr unabhängig werden und nur gegen grobe Beimischungen geschützt zu werden brauchen. In anderen Fällen entstehen aber Zuchtfamilien oder Zuchtlinien, welche nur mittels stets wiederholter Auslese auf der in der Praxis verlangten Höhe gehalten werden können. Es sind dieses die sogenannten Hochzuchten, von denen die Zuckerrübe wohl das am besten und am allgemeinsten bekannte Beispiel ist. Manche Merkmale sind für eine solche stetige Mithilfe der Auslese auch in reinen Linien sehr empfindlich, andere weniger, noch andere lassen sich, wie es scheint, dadurch gar nicht merklich verbessern. Am empfindlichsten sind wohl die Mittelrassen, unter denen ich als Beispiel die trikotylen nennen möchte. Mehrere Arten enthalten solche Rassen, welche man leicht isolieren kann. Die Kulturen der reinen trikotylen Rassen enthalten dann gewöhnlich etwa zur Hälfte Keimpflanzen mit zwei, und zur andern Hälfte solche mit drei Samenlappen. Ohne weitere Zuchtwahl erhält sich dieser Zustand im Lauf der Generationen, sowohl bei künstlicher Selbstbefruchtung *(Oenothera, Antirrhinum)* wie auch bei offener Blüte. Durch Auswahl derjenigen Exemplare, deren Nach-

kommen den höchsten Prozentsatz an Trikotylen aufweisen, kann man aber Hochzuchten erhalten, welche bis zu 90% und mehr trikotyler Keimpflanzen enthalten. Diese werden aber nicht konstant, sondern bleiben in diesem Punkte von der stets wiederholten Auslese abhängig.

Demgegenüber treten Mutationen plötzlich und, wenigstens bis jetzt, mehr oder weniger unerwartet auf, bleiben dann aber konstant und bedürfen dazu der weiteren Mithilfe der Auslese nicht mehr. Zahlreiche Fälle sind aus der Landwirtschaft und dem Gartenbau bekannt; dazu sind in neuerer Zeit mehrere Beobachtungen im freien gekommen. In meinem Versuchsgarten entstanden *Linaria vulgaris peloria* aus der gewöhnlichen Form mit seltenen pelorischen Blütenu nd das gefüllte *Chrysanthemum segetum* aus einer Zucht, in der ich die Zahl der Strahlenblüten des Randes zu erhöhen suchte. Beide Fälle waren im voraus erwartet, wenn auch mit sehr geringer Aussicht auf Erfolg; die pelorische *Linaria*, weil sie auch sonst im Freien mehrfach entsteht, das gefüllte *Chrysanthemum*, weil analoge Varietäten bei anderen Kompositen ja gar häufig vorkommen. In anderen Fällen traten aber mit gleichem Rechte erwartete Mutationen, trotz entsprechender Auslese, nicht auf, und dieses zeigt, daß sie durchaus anderer Natur sind als die oben erwähnten Hochzuchten.

§ 2. Polymorphe Gattungen.

Artenreiche Gattungen, wie *Draba*, *Viola*, *Helianthemum* und zahlreiche andere sind als die Überbleibsel von früheren Perioden gruppenweiser Neubildung von Formen zu betrachten. In einigen von ihnen scheint die Neubildung jetzt noch im Gange zu sein, in den meisten ist sie aber wohl bereits längst erloschen. Es sind dann die mutabelen Arten ausgestorben, während die neuen, aus ihnen hervorgegangenen Formen in bezug auf diesen Punkt zu einem stabilen Zustande zurückgekehrt sind. Kleinere bezw. weniger artenreiche Gruppen sind gewiß in vielen Fällen durch das Aussterben mehr oder weniger zahlreicher und mehr oder weniger ungeeigneter Typen entstanden, aber wohl auch nicht selten so, daß in ihnen die Artbildung überhaupt eine wenig ausgiebige war.

Neben dieser gruppenweisen Artbildung ist auch das gelegentliche isolierte Auftreten von neuen Formen anzunehmen. Beruhen solche auf den Verlust, bezw. auf das Latentwerden bereits vorhandener Eigenschaften, oder auch auf das Wiedererscheinen früherer aber nachher wieder latent gewordener Merkmale, so haben sie offenbar für den Entwickelungsprozeß des Pflanzenreichs nur eine untergeordnete Bedeutung. Sind sie aber progressiver Natur, so sind sie eben so wichtig wie die etwaigen progressiven Schritte bei der gruppenweisen Artbildung und es wäre sogar möglich, daß ihnen für den Aufbau des Stammbaumes eine größere Bedeutung zukäme. Doch entzieht sich einstweilen diese Frage der experimentellen Behandlung.

Die Aussicht, solche isolierte progressive Mutationen aufzufinden, scheint mir augenblicklich eine geringe zu sein. Inwiefern sie sich alljährlich aus demselben Stamme wiederholen würden, wissen wir nicht. In der Landwirtschaft und im Gartenbau sind sie gewiß höchst selten, wenn sie hier überhaupt vorgekommen sind. Im Freien wird die Sicherstellung, im Falle des Mangels der Wiederholungen, wohl kaum jemals möglich sein. Diese Betrachtungen führen uns dazu, das Aufsuchen solcher Vorgänge vorläufig als unfruchtbar zu betrachten. Um Aussicht auf Erfolg zu haben, muß unsere Kenntnis auf diesem Gebiete eine viel ausgedehntere sein, und dazu kann uns derzeit nur das Studium der gruppenweisen Artbildung führen.

§ 3. Entstehung von Arten durch Kreuzungen.

Linné hat die Ansicht aufgestellt, daß in jeder Gattung nur eine oder einige wenige Typen unmittelbar geschaffen seien, und daß die übrigen aus diesen durch natürliche Variation, namentlich aber durch Kreuzungen entstanden seien. Über das Wesen dieser Bastardierungen hatte er aber nur eine sehr vage Meinung. Seitdem hat diese Ansicht sich allerdings fortwährend geändert, aber das Prinzip findet immer zahlreiche Anhänger. Der Kern der Sache ist durch die Untersuchungen von Kerner, Janczewski und vielen anderen Forschern wohl über allen Zweifel erhoben. Janczewski zeigte, daß der Bastard zwischen *Anemone magellanica* und *A. sylvestris* sich in jeder Hinsicht verhält wie eine gute Art, und daß, wenn er im Freien aufgefunden und seine Herkunft unbekannt gewesen wäre, er mit demselben Recht als eine eigene Art beschrieben sein würde, wie unzählige andere anerkannte Arten, auch in anderen Gattungen und Familien. Zahlreiche weitere Beweise ließen sich hieran anschließen. Es kommt schließlich nur darauf an, wie weit man die Gültigkeit des Prinzipes ausdehnen will. Denn in weitaus den meisten Fällen fehlen uns die Mittel um für bestimmte wildwachsende Typen zu entscheiden, ob eine Entstehung in einer reinen oder in einer doppelten Linie die wahrscheinlichere ist. De Candolle neigte dazu, die Varietäten als durch Kreuzungen verwandter Arten entstanden zu betrachten, und insofern dabei als Varietäten die elementaren Arten gemeint waren, schließt sich diese Auffassung der herrschenden Meinung gut an. Gates hat hervorgehoben, daß alle offenblühenden Pflanzen in dem Grade Kreuzungen ausgesetzt sind, daß man in der Natur fast nie eine reine Abstammung annehmen sollte. Sogar solche typische Selbstbefruchter wie Weizen, Gerste und Hafer, oder wie die europäischen Nachtkerzen *(Oenothera biennis L.* und *O. muricata L.)* sind doch gelegentlichen Kreuzungen ausgesetzt, und zwar, wenn auch sehr selten, doch jedenfalls so oft, daß sie wohl alle für sie möglichen Bastarde von Zeit zu Zeit auch wirklich auf den Äckern oder im Freien hervorbringen.

Durch solche Betrachtungen verliert die ganze Frage offenbar sehr an Interesse, und es kommt schließlich nur darauf an, ob bestimmte

Erblichkeitserscheinungen leichter in der einen oder in der anderen Weise zu deuten sind. Und im besonderen auf die Frage, ob durch Kreuzungen wirklich neue Merkmalseinheiten entstehen können oder nur Kombinationen von jenen Eigenschaften, welche bereits in den Eltern vorhanden waren.

Kapitel II

Die Prämutation als Bedingung der gruppenweisen Artbildung

§ 1. Die Mutationsperiode von *Oenothera Lamarckiana*

In meinem Versuchsgarten hat die *Oenothera Lamarckiana* seit 1887 etwa alljährlich eine Reihe neuer Formen hervorgebracht. Sie selbst blieb dabei im Laufe der Generationen unverändert, auch scheint das Vermögen des Mutierens in ihr weder ab- noch zugenommen zu haben. Die neuen Formen entstanden jedesmal plötzlich, ohne Übergänge und ohne äußerlich merkliche Vorbereitung. Zwischenformen zwischen ihnen und der Mutterart gab es nicht, weder vor noch nach dem ersten Auftreten, und weder aus den Samen der *Lamarckiana* noch aus denen der einzelnen Mutanten selbst. Die neuen Formen waren dabei meist völlig konstant, vom ersten Augenblicke ihrer Entstehung an. Namentlich zeigten sie keinen Rückschlag zu der Mutterart, auch wenn sie in vielen Tausenden von Exemplaren kultiviert wurden. Dagegen war die *Oenothera scintillans* inkonstant, und sie ist im Lauf der Generationen so geblieben, indem sie alljährlich zu etwa einem bis zwei Drittel in die *Lamarckiana* zurückgeht. Bei ihr ist aber diese Eigenschaft eine ebenso unabänderliche als die Konstanz der übrigen neuen Typen, und wir werden später in der Erscheinung der ungleichen im Pollen und in den Eizellen übermittelten Erbschaften eine ausreichende Erklärung für diese Erscheinung kennen lernen.

Unter den Abkömmlingen der *Oenothera Lamarckiana* können wir verschiedene Gruppen unterscheiden. Die erste umfaßt die *O. gigas*, welche offenbar progressiver Natur ist, und in ihrer doppelten Anzahl von Chromosomen ein Merkmal hat, welches sonst in der ganzen Gruppe fehlt und somit für diese völlig neu ist, während es in anderen Gattungen ganz gewöhnlich als ein Merkmal guter Arten betrachtet wird. Auch in bezug auf die Bastardierungen verhält sich die *O. gigas* verschieden von den übrigen bisher untersuchten Mutanten, indem sie mit älteren Arten durchweg intermediäre Bastarde gibt, und diese fast stets in hohem Grade in ihrer Fruchtbarkeit geschwächt sind. Auf Grund dieser beiden Punkte würde die *O. gigas* auch dann als eine gute Art zu betrachten sein, wenn man die Artberechtigung der übrigen Mutanten in Frage stellten wollte.

O. nanella ist offenbar durch den Verlust der hohen Statur entstanden, und *O. rubrinervis* ist nach meinen neueren Untersuchungen

wohl gleichfalls als eine Verlust-Varietät zu betrachten, deren Hauptmerkmal der Mangel der Festigkeit in den Holz- und Bastfasern ist. Diesen gegenüber verhält sich *O. oblonga* in ganz anderer Weise. *O. lata* ist rein weiblich und kann nur durch Kreuzung mit der Mutterart rein fortgezüchtet werden. Mit älteren Arten und mit gewissen Mutanten *(O. semilata)* gibt sie in einigen Fällen mehr oder weniger fruchtbare *Lata*-Rassen, deren Kultur aber bisher stets eine sehr schwierige war. Die übrigen neuen Arten treten teilweise zu selten auf und sind zu einem anderen Teile zu schwach oder zu unfruchtbar, um als Versuchsobjekte unter unserem Klima geeignet zu sein; auch habe ich mit ihnen für den vorliegenden Zweck fast gar keine Versuche angestellt.

Alle diese Arten treten in einer mehr oder weniger bedeutenden Anzahl von Individuen, gleichzeitig oder doch in den aufeinander folgenden Jahren auf. Diese Frequenz hat zu der Aufstellung der Mutationskoeffizienten geführt und findet in ihnen ihren Ausdruck. Am häufigsten sind *O. oblonga* und *O. nanella*, zu den seltenen gehören *O. scintillans* und *O. gigas*. Die letztere bedarf zu ihrem Auftreten des Zusammentreffens zweier mutierten Sexualzellen, weil bei der Verbindung einer solchen mit einer normalen Zelle ein intermediärer Bastard entstehen würde. Solche Bastarde findet man denn auch, wenn man auf sie achtet, ziemlich regelmäßig, wenn auch immerhin sehr selten. Die Mutationskoeffizienten sind zumeist etwa 1—2% oder kleiner, doch wird ihr Wert in hohem Grade von der mehr oder weniger günstigen Lebenslage beeinflußt.

In den erwähnten Punkten hat sich meine frühere Erfahrung in den seit 1900 ausgeführten Kulturen regelmäßig bestätigt, ohne daß es möglich wäre, diese hier eingehend zu beschreiben. Das wichtigste wird man aber an den geeigneten Stellen erwähnt finden.

§ 2. Die Dauer der Mutationsperiode

Obgleich die *Oenothera Lamarckiana* bereits seit mehr als einem Jahrhundert in botanischen Gärten kultiviert worden ist, fand ihre Einfuhr in die gärtnerische Kultur in Europa doch erst um die Mitte des vorigen Jahrhunderts statt. Samen wurden aus Texas nach England gesandt, und von dort aus an zahlreiche hervorragende Gärtnereien des Festlandes geliefert. Ich habe mich überzeugen können, daß die verschiedenen von dieser Einfuhr herstammenden Linien im wesentlichen dieselben Erscheinungen der Mutabilität zeigen, und daraus läßt sich folgern, daß die Art sich bereits bei ihrer Einfuhr in dieser Mutationsperiode befand. Seitdem dauert der mutabele Zustand anscheinend ungeschwächt fort. Wann er entstanden ist, läßt sich nicht direkt ermitteln, da die Pflanze bis jetzt weder in Texas noch auch sonst in Amerika zurückgefunden wurde. Dasselbe gilt übrigens auch von den übrigen europäischen Arten der Gattung und beruht wahrscheinlich

einfach auf den Schwierigkeiten, welche dem Studium der natürlichen Fundorte der so zahlreichen elementaren Arten dieser Gattung noch stets im Wege sind.

Wann die Mutationsperiode angefangen, und somit wie lange sie gedauert hat, weiß man somit nicht. Im letzten Abschnitt dieses Buches werde ich zu zeigen versuchen, daß sie sich nur ganz allmählig entwickelt hat und aller Wahrscheinlichkeit nach viel älter ist als die Art selbst.

§ 3. Die Prämutation

Die Mutationen sind empirische, der direkten Beobachtung zugängliche Erscheinungen. Sie beruhen offenbar auf innere Ursachen, deren Wirkung jedesmal von äußeren Einflüssen ausgelöst wird. Wir brauchen dabei nicht anzunehmen, daß isolierte Mutationen dieselben inneren Zustände der fraglichen Erbschaften voraussetzen als die gruppenweise in den Mutationsperioden auftretenden. Bei der experimentellen Bearbeitung haben wir uns aber, aus den bereits angegebenen Gründen, auf die letzteren zu beschränken, und auf diese bezieht sich somit die jetzt folgende Auseinandersetzung.

Die inneren Ursachen der gruppenweisen Artbildung fasse ich als Prämutation zusammen. Daß der prämutierte Zustand an sich ein erblicher ist, geht unmittelbar aus der Beobachtung der alljährlichen Wiederholung derselben Mutationen hervor. Ebenso ist es klar, daß die Prämutation nicht für die verschiedenen Mutationen dieselbe zu sein braucht. Bei der progressiven Artbildung müssen neue Erbschaften hervorgebracht werden, während in anderen Fällen die alten Träger der Erbteile nur in neue Lagen gebracht zu werden brauchen. Das Studium der inneren Ursachen hat aber zur wichtigsten Aufgabe, auf diese Vorgänge ein Licht zu werfen und zu diesem Zwecke Tatsachen zu ermitteln, welche zu dem prämutierten Zustande in Beziehung stehen.

In meiner Mutations-Theorie habe ich versucht darzutun, daß man für die Träger der Erbschaften außer den beiden festen Lagen, welche dem aktiven und dem latenten Zustande der Eigenschaften entsprechen, noch wenigstens eine dritte annehmen muß. Diese habe ich als die labile Gleichgewichtslage bezeichnet (Mut. Th. II. S. 696). Sie bedingt die Mutabilität der betreffenden Eigenschaft; geringe äußere Einflüsse können sie in eine feste Lage überführen und dadurch die sichtbare Mutation hervorrufen.

Um diese labile Gleichgewichtslage unabhängig von dem Mutationsvorgange selbst zu studieren, habe ich mich an die Kreuzung meiner Mutanten mit anderen wildwachsenden Arten, welche ich der Kürze wegen als ältere Arten bezeichnen werde, gewandt. Denn es hat sich ergeben, daß die mutabele *O. Lamarckiana* sowie ihre Derivate sich in solchen Kreuzungen in der Regel anders verhalten als gewöhnliche, nicht mutabele Spezies. Nur die *O. brevistylis* folgt, in bezug auf das in ihrem Namen angegebene Merkmal, wie es scheint ausnahmslos den

Mendelschen Spaltungsgesetzen. Alle anderen Fälle verhalten sich verschieden, sei es indem sie sich in mehr oder weniger abweichender Weise spalten, sei es indem sie konstante intermediäre Bastarde geben, wie *O. gigas*.

Aus diesem Grunde bezieht sich der Inhalt der drei folgenden Abschnitte dieses Buches vorwiegend auf die betreffenden Kreuzungsergebnisse. Erst nachdem diese ganz unabhängig von anderen Erscheinungen und namentlich vom Mutationsprozesse erkannt worden sind, werde ich die Ergebnisse mit den Erscheinungen der Mutabilität vergleichen und so die Beziehungen zwischen beiden klarzulegen versuchen können. Dieses wird uns zu der Ansicht führen, daß der labile Zustand einer ziemlich großen Anzahl von stofflichen Erblichkeitsträgern in der *Oenothera Lamarckiana* einerseits das eigentümliche Verhalten bei den Kreuzungen und andererseits die sichtbaren Vorgänge beim Mutieren bedingt.

Die Prämutation wird sich dadurch als der labile Zustand solcher Träger ergeben. Je zahlreicher solche labile Träger in einer Pflanze sind, um so höher muß in ihr der Grad der Mutabilität sein. Dieses schließt aber, wie wir sehen werden, nicht ein, daß etwa nur die labilen Träger selbst mutabel sein sollten.

Kapitel III

Die intrazellulare Pangenesis

§ 1. Die normalen Lagen der Pangene

Die Mutationstheorie ist aus Darwins Hypothese der Pangenesis abgeleitet, und die Einheiten, welche nach dieser Ansicht die stofflichen Träger der einzelnen erblichen Eigenschaften sind, habe ich dementsprechend mit dem Namen der Pangene belegt[1]). Diese Theorie ist für mich nicht nur der Ausgangspunkt, sondern oft bis in Einzelheiten die Richtschnur bei meinen Forschungen gewesen, und hat sich dabei als Arbeitshypothese durchaus bewährt[2]). Sie gibt eine klare Einsicht in die Erscheinungen der Variabilität und warnt auf dem Gebiete der Bastardierungen vor einseitigen Auffassungen, wie solche in den letzten Jahren vorgekommen sind.

Nach meiner Auffassung dieses Prinzipes besteht das ganze lebendige Protoplasma aus Pangenen und bilden nur diese darin die

[1]) Für zahlreiche ältere Namen vergl. Die Mutations-Theorie II. S. 690. Neuere Forscher haben den Namen zu „Gene“ abgekürzt, was aber in vielen Hinsichten, namentlich in abgeleiteten und zusammengesetzten Bezeichnungsweisen leicht zu Mißverständnissen Veranlassung geben kann.

[2]) Intrazellulare Pangenesis, Jena 1889, Gustav Fischer; Englische Übersetzung von C. Stuart Gager, Chicago, *The Open Court*, 1910; Die Mutations-Theorie Vol. II S. 688—697.

lebenden Elemente. Jedes Pangen ist Träger einer besonderen Eigenschaft; ihre Anzahl ist somit eine außerordentlich große, doch werden in verwandten Arten und größeren Gruppen dieselben Eigenschaften von denselben Pangenen vertreten. Die große Mannigfaltigkeit der Organismen wird dadurch auf die zahllosen verschiedenen Kombinationen zurückgeführt, welche zwischen diesen Einheiten möglich sind. Die stofflichen Träger sind im allgemeinen entweder aktiv oder inaktiv (latent); ersteres vorwiegend in den somatischen Zellen, letzteres in erster Linie in den Zellen der Keimbahnen. Im inaktiven Zustande sind sie in den Kernen angehäuft und zwar so, daß alle oder doch nahezu alle tätigen Kerne eines Organismus die vollständige Reihe der Pangentypen enthalten. Bei den Kern- und Zellteilungen werden sie von der Mutterzelle auf die Töchter übertragen; so gelangen sie von der befruchteten Eizelle in alle späteren Zellen des Individuums. In den Kernen, oder wenigstens in deren Gerüste, sind sie vorwiegend inaktiv; um aktiv zu werden treten sie, nach entsprechender Teilung, in das Zytoplasma über. Der andere Teil bleibt jedesmal im Kerne, und vermehrt sich dort bei den Kernteilungen weiter. Im Zytoplasma werden die Pangene wahrscheinlich von den wohl stets vorhandenen Strömchen des Körnerplasmas weiter befördert, bis sie an die Stellen gelangen, wo sie sich vermehren, und aktiv werden können. Allmählig treten neue Pangene aus den Kernen aus, bis schließlich das Protoplasma nur noch aus vor verhältnismäßig kurzer Zeit ausgetretenen Einheiten und deren Vermehrungsprodukten aufgebaut ist. Allerdings kann man sich die Einzelheiten dieser Vorgänge jetzt noch nicht ohne weitere Hilfshypothesen zurechtlegen, aber für die Brauchbarkeit der Theorie ist solches glücklicherweise auch gar nicht nötig. Die Untersuchungen von Gerassimow und Klebs mit *Spirogyra* sowie zahlreiche andere Beobachtungen lehren, daß von ihrem Kerne beraubte Zellen früher oder später ihre Funktionen einstellen. Ohne die Anwesenheit des Kernes sind solche entweder nicht oder doch nur für kurze Zeit möglich, für die normale Dauer braucht es daher einer stetigen oder wiederholten Zufuhr von bestimmten Teilchen aus den Kernen.

Die aktiven Pangene des Protoplasmas bewirken dessen sämtliche Leistungen, und beherrschen dadurch sowohl den ganzen anatomischen Bau wie auch alle übrigen Lebensäußerungen des Individuums.

Aus dem Kerne treten jedesmal einige aus, andere nicht. Die austretenden Typen nennt man auch hier die aktiven. Die übrigen können nach zweierlei Art inaktiv sein. Entweder weil sie augenblicklich, dem jeweiligen Entwickelungszustande des Individuums oder dem Mangel bestimmter äußerer Reize, wie z. B. Wundreize, entsprechend, untätig bleiben, oder weil sie in einem erblichen Zustande verharren, welcher ihre Aktivierung unter den üblichen Lebensbedingungen nicht gestattet. Diese sind die Träger der so zahlreichen latenten Eigenschaften der Organismen, deren weite Verbreitung und große Bedeutung für die Abstammungslehre bekanntlich zuerst von Darwin erkannt und als eine

wichtige Stütze der Deszendenzlehre verwertet wurden. Solche Kernpangene werden vorzugsweise inaktiv genannt. Sie bleiben zeitlebens in den Kernen, während die übrigen früher oder später aus diesen in das Protoplasma übergehen. So besitzen die Kerne stets einen vollständigen Satz von Pangenen, während die Zahl der Pangentypen im Zytoplasma einer jeden Zelle stets nur eine sehr beschränkte zu sein braucht.

Die Physiologie beschäftigt sich mit den Lebensäußerungen der Pangene außerhalb, die Erblichkeitslehre aber mit jenen innerhalb der Kerne. Ihr Grenzgebiet bildet, wie wir bald sehen werden, die fluktuierende Variabilität.

Im Laufe der phylogenetischen Entwickelung hat sich die Anzahl der Pangentypen allmählig vermehrt. Jede Errungenschaft bildet eine Stufe auf der Leiter. Verschiedene Richtungen der Differenzierungen sind durch das Hinzutreten verschiedener Typen bedingt. Wie viele solcher voneinander wohl unterschiedener Pangene es in einem einzelnen Organismus gibt, läßt sich augenblicklich nur in ganz groben Umrissen vermuten, doch scheint die Zahl doch keine außerordentlich große zu sein.

Aus der Pangenesis läßt sich ableiten, daß es drei verschiedene Arten der Variabilität geben muß. Diese Folgerung war für mich der Ausgangspunkt meiner Studien; sie wird jetzt wohl allgemein als nicht nur theoretisch sondern auch in genügender Weise empirisch begründet anerkannt. Die erstere Gruppe umfaßt die Fluktuationen oder die fluktuierende Variabilität, sie beruht auf dem wechselnden Grade der Äußerung der jeweilig tätigen Pangene. Bisweilen, je nach den äußeren Einflüssen, ist diese kräftiger, bisweilen schwächer, und muß dabei offenbar um einen Mittelwert schwanken. Daher ist diese Form der Variabilität für jede einzelne Eigenschaft nur nach zwei Richtungen, nach Mehr oder nach Weniger möglich. Gewöhnlich drückt man dieses in der Bezeichnungsweise als lineare Variabilität aus. Als Grundlage dieser Form der Variabilität kann zum Teil eine mehr oder weniger starke Vermehrung der betreffenden Pangene im Protoplasma angenommen werden, und dieses bedingt in der Aufeinanderfolge der Zellteilungen einen gewissen Grad von Erblichkeit. Diese ist aber nur beschränkt, denn wenn die äußeren Umstände andere werden, wird auch die starke Vermehrung aufhören und die äußerlich sichtbare Wirkung schließlich wieder in das Mittelmaß zurückkehren.

Die zweite Form der Variabilität beruht auf Umlagerungen der Pangene innerhalb des Kernes namentlich aus dem aktiven in den inaktiven Zustand oder umgekehrt[1]). Es ist damit nicht die Tätigkeit

[1]) Das Vorhandensein inaktiver Kern-Pangene wird jetzt wohl allgemein anerkannt. — Nach meiner Ansicht beruhen wenigstens sehr zahlreiche Verlust-Varietäten, wie z. B. die meisten gärtnerischen Sorten, auf dem Übergang eines aktiven Pangens in den inaktiven Zustand. Darauf habe ich meine Hypothese gegründet, daß die MENDEL-Erscheinungen bei Kreuzungen durch den Antagonismus desselben Pangens im aktiven und im inaktiven Zustand zu erklären sind. BATESON hat versucht, an die Stelle dieser

oder Untätigkeit in bezug auf die jeweilige Entwickelungsstufe gemeint, sondern jene bleibende Lage, welche die individuellen Eigenschaften bedingt. Diese Umlagerungen sind sehr seltene Erscheinungen im Gegensatz zu dem alltäglichen Vorhandensein der Fluktuation; sie bedingen, wenn sie eintreten, jedesmal eine Mutation, d. h. den Anfang einer neuen erblichen Rasse, will man diese nun Varietät, Kleinart oder Art nennen. Übergänge aktiver Eigenschaften in inaktive äußern sich als Verluste der betreffenden Merkmale und bedingen die retrogressiven Mutationen. Der umgekehrte Vorgang aber wird als degressive Mutation bezeichnet.

Drittens haben wir die phyletische oder progressive Variabilität. Ihre Existenz geht unmittelbar aus dem Umstande hervor, daß die Differenzierung der Organismen im Laufe der Zeiten von sehr niedrigen Stufen bis zu der jetzigen Höhe zugenommen hat. Nach unserer Vorstellung bedeutet dieses eine Zunahme in der Anzahl verschiedenartiger Erbschaftsträger, und jede einzelne Stufe in diesem Entwickelungsgang bedeutet die Vermehrung der Pangentypen mit einem neuen. Allerdings müssen die Stufen ganz kleine sein, wohl nicht so klein, daß sie sich der Beobachtung entziehen würden, aber mehrfach doch so, daß die Zunahme der Entwickelungshöhe sich unserm Urteile entzieht. M. a. W. es bedarf einer sehr genauen und eingehenden Kenntnis einer Gruppe von unter sich verwandten Arten, um mit Bestimmtheit sagen zu können, welche Mitglieder der Gruppe etwas höher und welche etwas niedriger organisiert sind als die anderen. Denn auf den gelegentlichen Beobachter machen sie alle den Eindruck gleicher Organisationshöhe. Indirekte Beweise, wie die abgeschwächte Fertilität bei gegenseitigen Kreuzungen, sind hier oft leichter ins Feld zu führen und zu beurteilen.

Wie vieler Schritte bedarf es in der progressiven Richtung um etwas unzweifelhaft Neues zu schaffen? Das hängt offenbar von der Übung des Beobachters ab, und läßt sich somit nicht ohne weiteres beantworten; dennoch liegt dieser Punkt vielen irrtümlichen Auffassungen zugrunde.

Die soeben aufgeworfene Frage nach der abgeschwächten Fruchtbarkeit läßt sich vom Standpunkte der Pangenesislehre in folgender Weise beleuchten. Bei der Befruchtung lagern die beiden zusammentretenden Kerne sich, sei es unmittelbar, sei es erst allmählig, derart aneinander, daß jedes einzelne Pangen des einen Kernes mit dem gleichwertigen des anderen Kernes zusammenarbeiten kann. Allerdings weiß man noch

Auffassung die Hypothese der An- und Abwesenheit stofflicher Träger der Erblichkeit zu setzen. Vergl. *Report to the Evolution Committee* 1908 IV. S. 2. Diese Ansicht scheint mir den Tatsachen nur auf einem zu engen Gebiete Rechnung zu tragen. Auf ihre etwaige Berechtigung für nicht mutierende Pflanzen habe ich aber in diesem Buche nicht einzugehen (vergl. Mut. Theorie Bd. II). Daß sie für mutabele Pflanzen nicht ausreicht, geht ohne weiteres aus den mannigfach verschiedenen Folgen meiner Kreuzungen hervor. Ich weise hier nur auf die konstanten intermediären Bastarde von *O. gigas,* auf die Zwillingsbastarde, auf die Spaltungen in der ersten Generation, auf das Sichtbarwerden von latenten Eigenschaften in dieser bei *O. lata* × *nanella* u. a hin. Vergl. hierüber ferner den letzten Abschnitt.

nicht, durch welche Vorrichtungen dieses Ziel erreicht wird, doch es ist klar, daß solches um so leichter geschehen wird, je mehr die beiden Kerne einander gleich sind. Namentlich in der Anzahl der Pangene; auf deren aktiven oder inaktiven Zustand scheint es für das Gelingen der Befruchtung weniger anzukommen. Sind die Anzahlen aber ungleich, d. h. kommen einerseits Pangene vor, welche auf der anderen Seite fehlen, so ist es klar, daß die beiden Kerne nicht mehr genau aufeinander passen werden. Die Aussicht auf Befruchtung wird dadurch vermindert, um so stärker, je zahlreicher oder je tiefer eingreifend die Differenzstellen sind. Umgekehrt wird man aus einer merklich herabgesetzten Fruchtbarkeit einer künstlich vorgenommenen Kreuzung auf eine ungleiche Anzahl von Pangenen in den beiden zusammengebrachten Kernen schließen dürfen. Daraus ergibt sich dann ferner, daß die beiden gewählten Arten nicht genau dieselbe Organisationshöhe besitzen.

Eine analoge Betrachtungsweise läßt sich für die Beurteilung der Fruchtbarkeit der erhaltenen Bastarde anwenden. Das Prinzip bleibt genau dasselbe, nur handelt es sich hier nicht um die Befruchtung selbst, sondern um die ihr vorausgehende Synapsis, d. h. um die Kopulation der väterlichen und mütterlichen Kerne.

§ 2. Die labilen Pangene als Ursache des mutabelen Zustandes

Neben dem aktiven und dem inaktiven Zustand der Pangene darf man annehmen, daß es noch eine ganze Reihe anderer gibt. In meiner Mutations-Theorie habe ich das Prinzip der Verkoppelung der Pangene namentlich als eine der Ursachen der korrelativen Variabilität hervorgehoben (Bd. II S. 695 und sonst); dieses Prinzip hat seitdem vielfache Anerkennung gefunden. In zahlreichen Halb- und Mittelrassen sind je zwei antagonistische Pangene derart miteinander verbunden, daß das eine Mal die eine, das andere Mal aber die entgegengesetzte Eigenschaft zur Äußerung gelangt. Indem solches in hohem Grade von der Lebenslage und namentlich von der Ernährung des Individuums abhängt, entsteht die auffallend weite Variabilität, welche solchen Rassen gewöhnlich eigen ist (a. a. O.).

Überhaupt muß man annehmen, daß die Pangene oder Pangengruppen — Pangenosome, wie Strasburger sie genannt hat — in jeder der verschiedenen Lagen fest oder locker im Verbande mit den übrigen stehen können (a. a. O. S. 696). Sie können einander dabei mehr oder weniger stark beeinflussen, und dieses muß offenbar einen Einfluß haben auf ihre Aussicht, unter extremen äußeren Einflüssen ihre Lage in die entgengesetzte bleibend umzuschlagen. Oder mit anderen Worten, wir dürfen annehmen, daß die Mutabilität durch diese gegenseitige Beeinflussung wesentlich erhöht werden kann.

An dieser Stelle möchte ich darauf hinweisen, daß die in diesem Buche zu behandelnden Oenotheren, und namentlich die Derivate der

O. Lamarckiana sich mit einer einzigen Ausnahme vorwiegend in den vegetativen Merkmalen voneinander unterscheiden. Nur die *O. brevistylis* bezieht sich auf den Bau der Blüten, aber für sie scheint die Mutabilität auch bereits erloschen zu sein. Alle anderen unterscheidenden Eigenschaften sind vegetative; es zeigt sich dieses z. B. bereits darin, daß sie meist an ganz jungen Rosetten deutlich kenntlich sind, ein Umstand, der das Studium viel größerer Zahlen von Individuen erlaubt als Blütenmerkmale. In theoretischer Hinsicht weist die Tatsache aber auf einen inneren Zusammenhang hin, und als solchen dürfen wir uns eine mehr oder weniger lockere Verbindung der betreffenden Pangene vorstellen.

Doch genügt eine solche Annahme bei weitem nicht, um zu erklären, weshalb die *O. Lamarckiana* in so viel höherem Grade mutabel ist, als die übrigen bis jetzt darauf untersuchten Pflanzen. Hier und dort findet man einen vereinzelten Mutationsvorgang (*Linaria vulgaris peloria*, *Chrysanthemum segetum plenum*, *Oenothera biennis nanella* usw.), aber die gruppenweise Neubildung aus der *O. Lamarckiana* steht bis jetzt in der Botanik auf experimentellem Gebiete einzig da. Sie deutet auf einen bestimmten Zustand der Pangene und ich habe diesen, wie bereits oben (II § 3, S. 9) erinnert wurde, in meiner Mutations-Theorie als die labile Gleichgewichtslage bezeichnet, d. h. als eine Lage, welche von äußeren, und wohl bisweilen auch von inneren, Ursachen in eine feste übergeführt werden kann. Sie kann dabei aktiv werden und die entsprechende Eigenschaft in der Pflanze zur Äußerung bringen, oder inaktiv, in welchem Falle die Eigenschaft latent wird. Äußerlich verrät sich die labile Gleichgewichtslage eines Pangens in der Regel, wie es scheint, nicht (vergl. aber den letzten Abschnitt) und ist die betreffende Eigenschaft meist ebenso gut sichtbar, wie wenn das Pangen aktiv wäre. Aber bei Kreuzungen und gelegentlich nach Selbstbefruchtung zeigt sich ihr Einfluß.

Diesen Einfluß nach den beiden angegebenen Richtungen zu studieren ist, wie bereits bemerkt wurde, die Hauptaufgabe des vorliegenden Werkes. Es wird sich dabei zeigen, daß die Kreuzungen bei mutabelen Pflanzen, d. h. bei solchen mit labilen Pangenen, in der Regel anders verlaufen als bei gewöhnlichen Arten, und daß sie einen gewissen Parallelismus mit der Mutabilität aufweisen. Wir gelangen dadurch auf Grund unserer Theorie zu einem rein empirischen Satze, der dann später ruhig als Grundlage für weitere Untersuchungen wird benutzt werden können.

Die Verkoppelung der Pangene innerhalb der Gruppe der vegetativen Merkmale bedingt einen gegenseitigen Einfluß von aktiven, inaktiven und labilen Erbschaftsträgern, und dieses mag die Ursache sein, weshalb die Mutabilität nicht etwa auf die labilen Einheiten beschränkt ist. Unter ihrem Einflusse können auch andere, bei kräftiger Mitwirkung äußerer Faktoren, ihre Lage bleibend ändern. Doch ziehe ich es vor, für die Ausarbeitung dieses Gedankenganges auf den experimentellen Teil zu verweisen.

Kapitel IV
Oenothera Lamarckiana

§ 1. Vorkommen in Europa

Oenothera Lamarckiana ist bis jetzt die einzige Pflanze, von der man weiß, daß sie alljährlich neue Formen hervorbringt. Nur sie ist deshalb zu eingehenden Versuchen über diese Erscheinung geeignet. Aus diesem Grunde habe ich mich in dem vorliegenden Werke auf sie und ihre Verwandte beschränkt; sie bieten überhaupt mehr wichtige Fragen, als ein einzelner in der kurzen etwa achtjährigen Frist dieses Studiums angreifen kann.

Unsere Art wurde zuerst von LAMARCK beschrieben, nach Exemplaren, welche jetzt noch in seinem Herbar im Muséum d'histoire naturelle in Paris aufbewahrt werden[1]) und welche ich dort mit meiner Rasse verglichen habe[2]). Diese stammt aber nicht von LAMARCKS Pflanzen ab, sondern von einer Einfuhr aus Texas durch die Herren CARTER & CO., Handelsgärtner zu High Holborn bei London.

Diese boten um die Mitte des vorigen Jahrhunderts die Samen an, und seitdem fand die Art eine rasche Verbreitung in den Gärtnereien und Gärten, aus denen sie hier und da auch verwildert ist[3]). Von welcher Quelle in Texas die Samen stammen, ist unbekannt, und da Texas fast so groß wie Deutschland ist und nur wenige Eisenbahnlinien hat, ist die Aussicht, den ursprünglichen Fundort wieder aufzufinden, eine geringe. Aber auch von den europäischen Formen von *Oenothera biennis* und *O. muricata*, welche von LINNÉ als gute Arten beschrieben worden sind, ist die amerikanische Heimat unbekannt. Überhaupt bildet die vergleichend systematische Behandlung der zahllosen elementaren Arten aus der Gruppe *Onagra*, welche in Nordamerika im Freien wachsen, noch stets ein Desideratum[4]).

Die Berechtigung der *Oenothera Lamarckiana*, als eigene Art aufgefaßt zu werden, ist von einigen Autoren angezweifelt worden. In einer eng umschriebenen Gruppe wie *Onagra*, in der in den botanischen Gärten oft unter unrichtigen Namen zahllose samenfeste Bastardformen kultiviert werden, und von der ich selbst über hundert konstante Hybriden von genau bekannter Abstammung in Kultur habe, ist selbst-

---

[1]) Encyclopédie méthodique, Botanique par LAMARCK, Tome IV, Paris, An. IV (1796) S. 550—554.

[2]) Ein kritisches Studium dieser und verwandter Arten findet man in Sur l'introduction de l'*Oenothera Lamarckiana* dans les Pays-Bas. *Ned. Kruidk. Archief* VI. 4, 1895. Mein Besuch an das Pariser Herbar fand aber erst nach der Veröffentlichung dieser Notiz statt.

[3]) Über die Dauer der Mutationsperiode bei *Oenothera Lamarckiana*. *Ber. d. d. Bot. Ges.* 1905 XXIII, Heft 8, S. 382.

[4]) H. H. BARTLETT hat neuerlich ein solches Studium in Angriff genommen. Vergl. Systematic studies on Oenothera, I Oenothera Tracyi Sp. Nov., *Rhodora, J. N. Engl. Bot. Club. Vol. 13, No. 154, Oct. 1911.*



Fig. 1
Ein Teil des Versuchsgartens im August 1911. Links die großblütigen Bastarde von *Oenothera nanella* und *O. Hookeri*, rechts die kleinblütigen Hybriden von *Oen. biennis Chicago*. Im Hintergrund das Gewächshaus für die Kultur der Keimpflanzen[1]).

[1]) Der Garten ist mit Drahtgeflecht überdeckt; am Dache sieht man die Leitungsröhre für die Bespritzung, welche mittels der ausgezeichneten Rasensprenger „*Rival*" stattfindet (vergl. Katalog von HAAGE und SCHMIDT, Erfurt).

verständlich die Unterscheidung zwischen Art und Bastard stets eine schwierige. Daß es dabei Bastarde geben kann, welche der *O. Lamarckiana* in einigen Merkmalen ähnlich sind, wie solche von B. M. DAVIS dargestellt worden sind[1]) ist wohl selbstverständlich[2]). Worauf es ankommt, ist die Frage, ob man die Mutationserscheinungen und die eigentümlichen Spaltungen, welche mutabele Arten nach Kreuzungen aufweisen, künstlich hervorrufen kann in hybriden Nachkommen solcher Arten, welche diese Erscheinungen selbst nicht zeigen[3]). Ich habe, wie man im zweiten Abschnitt sehen wird, sehr zahlreiche derartige Hybriden kultiviert, bis jetzt aber nichts derartiges wahrgenommen[4]).

Meine Rasse stammt von dem Landgute des Herrn Dr. J. SIX in 's Graveland bei Hilversum (1886). Die ursprünglichen Samen (1875)

---

[1]) B. M. DAVIS, Genetical studies on *Oenothera*. *Americ. Naturalist*, Vol. 44 S. 108 u. Vol. 45 S. 193. Vergl. hierüber die Kritik von R. R. GATES: Pollenformation in *Oenothera gigas*, in *Annals of Botany*, Vol. XXV, Okt. 1911, S. 909. Nur aus einer Kreuzung zwischen *O. biennis* und *O. grandiflora* könnte man einen Bastard wie die *Lamarckiana* erwarten. TISCHLER sagt dazu in seinem Sammelreferat (*Zeitschr. Abst. Ver.* V 1911, S. 327), daß dazu aber erst die „richtigen" Elementararten dieser beiden polymorphen Großarten aufgefunden werden müßten.

[2]) Die Meinung, daß die Entstehung neuer Formen durch Kreuzungen erklärt werden könne, ist, wie bereits betont wurde, eine uralte (vergl. I § 3). Man findet sie schon bei LINNÉ und auch DARWIN hatte gegen sie zu kämpfen: *Some authors believe that crossing is the chief cause of variability, that is, of the appearance of absolutely new characters. Some have gone so far as to look at it as the sole cause.* Siehe DARWIN: *The variations of animals and plants under domestication*, Vol. II, S. 76. In früherer sowie in neuerer Zeit beruht diese Meinung aber wesentlich auf einer unrichtigen Fragestellung.

[3]) Daß aus *Oenothera grandiflora* Bastarde entstehen können, welche der *O. Lamarckiana* in gewissen Punkten ähnlich sind, läßt sich bei der sehr nahen Verwandtschaft beider Formen leicht begreifen. Diese sind einander so ähnlich, daß sie tatsächlich vielfach verwechselt worden sind, namentlich von älteren Autoren (vergl. GATES, *Early botanical records*). Nach DAVIS werden sie auch jetzt noch mehrfach verwechselt. Sie stimmen auch in ihren inneren Eigenschaften miteinander überein, da auch die *O. grandiflora* bei gewissen Kreuzungen Zwillingsbastarde gibt, welche sich denen der *O. Lamarckiana* sehr eng an die Seite stellen (DAVIS), vergl. hierüber den letzten Abschnitt. Dennoch sind die bis jetzt erhaltenen Bastarde von *O. grandiflora* der *Lamarckiana* bei weitem nicht gleich: „None of the hybrids of *biennis* and *grandiflora* described are identical with *Lamarckiana*" sagt DAVIS im zweiten Artikel seiner Genetical studies (*Americ. Natural.* Vol. 45, 1911 S. 195). Ebenso in Genetical studies III, *Americ. Natural.* Vol. 46, 1912, S. 377. — Übrigens hat DAVIS seine Kreuzungen nicht mit „the common type" der *Oenothera grandiflora*, sondern mit einer an dem wilden Fundort bei Dixie Landing in Alabama mit dieser zusammenwachsenden breitblättrigen Form angestellt. Letztere ist aber wahrscheinlich ein Bastard, weil ich an jenem Fundorte die *O. grandiflora* mit der *O. Tracyi* und zahlreichen intermediären Formen zusammen auf denselben Feldern beobachtet habe. Dieser Befund dürfte manche Eigenschaften dieser Bastarde in einfacher Weise erklären. Siehe DE VRIES and BARTLETT, *The evening primroses of Dixie Landing, Alabama*, in Science, N. S. Vol. XXXV, Nr. 921, S. 599, 1. November 1912.

[4]) „Sichere Speziesbastarde, die ein analoges Verhalten zeigen wie die *O. Lamarckiana*", sagt E. BAUR, „kennen wir gar nicht". Vergl.: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, Berlin 1911 und TISCHLER, *Zeitschrift Abst. Ver.* V 1911, S. 327.

rührten von einer Handelsgärtnerei in Erfurt her[1]), welche sie zweifelsohne aus der oben angedeuteten englischen Quelle bezogen hatte. Die Pflanze wächst bei Hilversum rein und weit von anderen Verwandten entfernt. Augenblicklich ist der Fundort, den ich seit 1886 nahezu jährlich besucht habe, ganz mit Gehölz bewachsen und sind die Oeno-



Fig. 2
Ein Teil des Versuchsgartens, August 1907. An mehreren Pflanzen ist die Infloreszenz gegen Insektenbesuch in einen Pergaminbeutel eingehüllt worden. Oben das Dach aus Drahtgeflecht mit den Wasserleitungsröhren; links der mit Glas bedeckte Teil des Versuchsgartens, mit den seitlichen Öffnungen oben im Dache.

theren nur noch auf ganz wenige Exemplare beschränkt. Für meine Kulturen habe ich jenem Felde zu wiederholten Malen, namentlich 1905 und zuletzt 1909, Pflanzen und Samen entnommen.

[1]) *Ned. Kruidk. Archief,* a. a. O.

An sehr vielen Stellen, wo die *Oenothera Lamarckiana* aus Gärten verwildert, oder wo sie im Freien als Futter für Rebhühner und andere Vögel im großen ausgesät wird, trifft sie mit den dort einheimischen Arten derselben Gattung zusammen, namentlich mit der europäischen Form von *O. biennis.* Es entstehen dann Bastarde, welche Zwischenformen sind und, in Verbindung mit der starken fluktuierenden Variation in dieser engen Gruppe, bald ununterbrochene Reihen von Übergängen darstellen. Die beiden genannten Arten geben miteinander bereits in der ersten Generation drei wohl unterschiedene, samenfeste Bastardrassen, welche ich im dritten Abschnitt ausführlich beschreiben werde. In unseren Dünen gibt es mehrere solche Fundorte; einen von ihnen in der Nähe von Zandvoort, welcher hunderttausende von prachtvollen Pflanzen umfaßt, habe ich in den Jahren 1905 und 1911 eingehend studiert; auch habe ich Samen und Rosetten von dort in meinen Versuchsgarten gebracht, um die Bastarde besser mit meinen Kulturen vergleichen zu können[1]). Namentlich 1906 hatte ich ein großes Beet, mit fast allen denkbaren Zwischenformen. Solche Fundorte finden sich auch in England und in Frankreich, und zumeist wie bei uns, in der Nähe der Küste. CHARLES BAILEY hat eine ausführliche Beschreibung einer solchen Gruppe unweit St. Anne's on the Sea[2]) bei Liverpool gegeben; hier wächst die Pflanze, wie bei uns, zusammen mit vielen Arten aus anderen Gattungen, deren Samen in Vogelfutter vorkommen. Es findet sich dort auch die *O. biennis* unserer Dünen und nach den Angaben eines späteren Besuchers[3]) beobachtet man zahlreiche Übergänge dort, wo die beiden Arten zusammen wachsen, ist die *Oen. Lamarckiana* aber rein an Stellen, wo die *Biennis* fehlt[4]).

Einen Fundort in Frankreich hat BOULENGER beschrieben[5]). In der Nähe von La Grande St. Cast bei St. Malo in der Bretagne wuchs die *Oenothera Lamarckiana* in großer Menge, zusammen mit einer großen Reihe von Übergängen zu *O. biennis.* Leider war BOULENGER mit den Bastarden dieser beiden Arten unbekannt[6]), und so wurde er zu der irrtümlichen Meinung geleitet, daß die *Lamarckiana* eine inkonstante Art sei, welche gelegentlich zu ihrem vermutlichen Vorfahren *O. biennis* zurückschlagen könnte. Daß dem nicht so ist, geht einer-

---

[1]) Soorten en bastaarden, Album der Natur, 1908 (Dez. 1907).

[2]) CH. BAILEY, De Lamarck's Evening Primrose on the sandhills of St. Anne's on the Sea. *Annual Address, Manchester Field club,* 1907.

[3]) Soorten en bastaarden, a. a. O. S. 86. Auch R. R. GATES hat die Fundorte unweit Liverpool studiert (vergl. Mutation in *Oenothera, American Naturalist,* Vol. 45, 1911, S. 592, und *Iowa Acad. of Science,* 1911, S. 115).

[4]) GATES (a. a. O.) nennt unter den hier wachsenden Arten auch *O. grandiflora,* mit der hier wohl dieselbe Form als die *O. biennis* unserer Dünen gemeint ist.

[5]) G. A. BOULENGER, *Journ. of Bot.,* Vol. 45, S. 353, 1907.

[6]) Meine erste diesbezügliche Mitteilung fand erst 1907 statt: On Twin Hybrids, *Botanical Gazette.* Dez. 1907, Vol. 44, S. 401.

seits aus den Befunden an solchen Stellen hervor, wo die *Lamarckiana* für sich allein wächst, anderseits aus den Beobachtungen zahlreicher Forscher, welche die Art experimentell kultiviert haben.

§ 2.
Der Versuchsgarten

Mein Versuchsgarten liegt im botanischen Garten der Universität von Amsterdam und umfaßt etwa 75 Beete von je 4 Quadratmeter Oberfläche. Ein Drittel ist mit Glas überdacht gegen Regen, seitlich aber möglichst offen gelassen. Die beiden anderen Drittel sind mit einem Käfig aus Metalldrahtgeflecht überdeckt und dadurch gegen Vögel usw. geschützt (Fig. 1 u. 2). Dieses Gitterdach ruht auf sehr leichten, eisernen Balken, wird aber im Winter besser gestützt, weil nasser Schnee es zu sehr belasten würde. Der Boden ist ein Gemenge von Lehm und Sand, und wird mit getrocknetem Rinderdünger[1]), sowie mit Kalkmergel und Knochenmehl gedüngt, da die Nachtkerzen kalkliebende Pflanzen sind. Die



Fig. 3
Oenothera Lamarckiana, eine ganze Pflanze nach dem Abschneiden der Seitenstämme, welche aus den Achseln der Wurzelblätter emporzuwachsen pflegen. August 1906.

[1]) „Ungarischer konzentrierter Rinderguano" (getrockneter und fein gemahlener Stallmist) von G. Hoyer & Co. in Schönebeck an der Elbe.

jungen Pflanzen werden im April und Mai auf die Beete gebracht, 10—30 pro Quadratmeter; wenn sie emporwachsen, werden wegen des beschränkten Raumes die Seitenstämme aus den Achseln der Wurzelblätter weggeschnitten (Fig. 3) und ebenso später wo nötig auch die höher am Stengel sich entwickelnden Zweige. Für die Befruchtung wird fast immer nur die Endrispe und vorzugsweise deren unterer Teil benutzt. Jedes Beet, jede Reihe, und auf dieser jede einzelne Pflanze hat eine Nummer, unter welcher sie stets in das Journal eingetragen sowie ihre Ernte verzeichnet wird; es wird dadurch auch nach Jahren die genaue und lückenlose Ermittelung des Stammbaumes eines jeden Individuums ermöglicht. Die Pflanzen blühen Ende Juli und im August; Blumen, welche sich nach dem 1. September öffnen, reifen unter dem hiesigen Klima ihre Samen so selten, daß man darauf nicht rechnen kann. Die ganze Zeit für die Bestäubungen umfaßt also etwa sechs Wochen, in den meisten Jahren wurden dann 600—800 Individuen und auf jedem vorzugsweise 10—12 Blüten von mir selbst befruchtet. Die Ernte findet stets pro Individuum statt, niemals werden die Samen mehrerer Exemplare gemischt. Die Samen werden in Flaschen mit ungelöschtem Kalk möglichst kalt aufbewahrt und halten sich viele Jahre ungeschwächt, um so länger, je besser die Mutterpflanze gedüngt und je kräftiger sie gewachsen war.

Die künstliche Befruchtung geschieht auf den hohen Pflanzen in Pergaminbeuteln, auf den Zwergen in kleinen Käfigen aus feinem Metallgewebe. Die Pergaminbeutel sind entweder große oder kleine; die ersteren umhüllen den ganzen erforderlichen Teil der Rispe (Fig. 2 u. 4), die letzteren nur je eine einzelne Blüte. Die großen ziehe ich in jenen Fällen vor, wo die Blüten sich selbst befruchten können und sollen, sie können 1—2 Wochen auf der Pflanze bleiben ohne geöffnet zu werden. Sie haben den Nachteil, daß sie an warmen und feuchten Tagen die Blütenknospen zum Abfallen bringen oder sie doch für die Kastration weniger tauglich machen.

Kleine Pergaminbeutel schaden den Knospen nicht, da sie erst am Tage vor dem Öffnen der Blüte angebracht zu werden brauchen. Sie erfordern nur, daß beim Kastrieren oder bei der künstlichen Selbstbefruchtung die Blütenblätter entfernt werden, da diese für die Beutelchen fast immer zu groß sind.

Die Oenotheren zeichnen sich namentlich dadurch aus, daß sie fast keinen Krankheiten ausgesetzt sind. Nur bei mangelhafter Verholzung leiden mehrere Bastarde von der durch *Botrytis* bedingten Fäulnis. Dagegen kann der Schaden durch Insekten sehr groß sein[1]). Schädlich waren in meinem Garten namentlich die Erdraupen *(Agrotis segetum, A. exclamationis)*, welche im Spätsommer die zu überwinternden Rosetten fressen, und nur dadurch beseitigt werden können, daß man sie an den Schadstellen ausgräbt. Viel gefährlicher sind die kleinen

---

[1]) J. Ritzema Bos, Tierische Schädlinge und Nützlinge, Berlin 1891.



Fig. 4
Ein Teil des Versuchsgartens; vier Pflanzen in Pergaminbeutel eingehüllt. Amerikanische Unterarten von *Oenothera biennis*. August 1905[1]).

[1]) Auf dem zweiten Beete sieht man einen Rand von Zink als Schutz gegen kriechendes Ungeziefer.

weißen, gleichfalls unterirdisch lebenden Larven des flügellosen Ohrrüßlers, *Otiorhynchus sulcatus*. Dieser Käfer vermehrt sich so beträchtlich, daß er im Winter, namentlich in dem mit Glas bedeckten Teile des Gartens sämtliche Rosetten töten kann, indem er ihre Wurzeln zerfrißt. Auch in den Holzkästen mit jungen Pflanzen (Fig. 6) haben diese Larven mir oft die ganze Kultur vernichtet. Man kann im Herbst die Larven zu Hunderten aus den Beeten ausgraben, tötet sie aber nur da-



Fig. 5
Oenothera gigas; die sechs ältesten Blütenknospen je in einem Pergaminbeutel eingehüllt, nach Kastrierung. Zweijährige Pflanze, Mitte Juli 1911.

durch in ausreichender Weise, daß man die ganze infizierte Erdschicht tief vergräbt und erst nach einem Jahre wieder benutzt. Schädlich sind ferner in den Saaten die Erdschnaken (Larven von *Tipula oleracea)* und in den Infloreszenzen die grünen Raupen von *Hadena, Mamestra* usw. Diese letzteren fressen oft die für die Kastration bestimmten und bisweilen sogar die bereits kastrierten Knospen auf, meiden aber glücklicherweise die unreifen Früchte, da diese zu holzig sind.

Um einzelne Pflanzen oder einzelne Beete gegen kriechendes Ungeziefer zu schützen, umgebe ich sie mit einem Streifen Zink, der etwa 20 cm in die Erde und ebensoviel oberhalb des Bodens reicht. Die schädlichen Tiere meiden das Zink, und übersteigen diesen Zaun nicht. Ebensowenig tun dieses Schnecken, doch habe ich meinen Garten gleich anfangs durch tiefes Umgraben für die ganze Zeit meiner Versuche von diesem Übel befreit. Eins der besten Mittel gegen tierische und pflanzliche Schädlinge ist aber, stets die Beete im Herbst so früh wie möglich zu entleeren, und sie im Winter so lange wie tunlich ohne Pflanzen zu lassen. Hat man aber Pflanzen zu überwintern, so bringt man sie spätestens im Juli auf insektenfreie Beete und umgibt sie mit Zink; die Larven sind im Juli bereits groß genug, und späteres Verpflanzen würde den Rosetten nicht die Zeit lassen, sich vor dem Winter ausreichend zu bewurzeln. Da überwinternde Rosetten unter unserm Klima leicht von der Feuchtigkeit leiden, pflege ich sie bereits im Herbst mit Glas zu überdecken. Bemerken möchte ich noch, daß man die Rosetten aus ihren heranwachsenden Seitenknospen vermehren kann, wodurch man oft von wertvollen Neuheiten mehrere Exemplare zur Blüte bringen kann[1]. Für andere vegetative Vermehrungsarten eignen sich die Oenotheren aber leider nicht.

Meine Aussaaten mache ich seit Jahren niemals im Freien, sondern stets im Gewächshaus in Keimschüsseln. Man kann dann früher anfangen (im Februar), verlängert dadurch die Vegetationszeit und beseitigt in hohem Grade das unliebsame Unterbleiben der Stengelbildung im ersten Sommer. Aus den Keimschüsseln werden die jungen Pflänzchen beim dritten und vierten Blatt, oder etwas später, in Holzkästen (Fig. 6) verstopft, jeder Keimling einzeln und in gleichen Entfernungen. Zweckmäßig ist es 60—80 Pflänzchen pro Kasten auszupflanzen, je nach der Größe. Im April und Mai werden die Pflänzchen je mit einem viereckigen Erdballen auf das Beet gebracht, dadurch findet das Verpflanzen fast ohne Verzögerung des Wachstums statt. Je früher es geschieht, um so größer ist die Aussicht auf Stengelbildung und Blüte im ersten Sommer. Ich benutze dazu rechteckige Handspaten und kann die eine Wand des Kastens abnehmen, um die Erdballen nicht zu heben zu brauchen, sondern sie seitlich auszuschieben. Es ist selbstverständlich, daß jede Keimschüssel und jeder Holzkasten in der Regel nur die Nachkommen eines einzelnen Samenträgers enthält.

Die Erde für die Keimschüsseln und Holzkästen wird in meinen Versuchen stets sterilisiert, um Ungeziefer und Unkrautsamen zu vernichten und auch die Aussicht auf parasitische Krankheiten der Keimpflanzen nahezu vollständig aufzuheben. Sie wird dazu in den Keimschüsseln nach der Vermischung von Torferde und Sand bis auf etwa 90° C feucht erhitzt; für die Holzkästen erhitze ich die Torferde vor

[1]) J. A. Lodewyks, Vegetatieve vermenigvuldiging van Oenothera's Diss. Amsterdam, 1908.



ihrer Vermischung mit dem ohnehin sterilen Sande. Alles wird fein gesiebt; je mehr Sand man gibt, um so leichter lassen sich die Keimwurzeln aus der Erde loslösen. Als Düngung benutze ich den getrockneten Rinderguano, setze aber zu der Erde der Holzkästen sehr wesentliche Mengen Hornmehl zu, da eine starke Stickstoffdüngung das Wachstum sehr beschleunigt, und die Pflanzen zum einjährigen Blühen antreibt[1]). Die Keimschüsseln halte ich einige Tage nach der Aussaat bei etwa 25—30° C, am liebsten mit starken Schwankungen der Temperatur, da bei geringerer Wärme oft nur ein kleiner Teil der Samen keimt. Die Samen müssen wiederholt befeuchtet werden. Schwache Samen und geringe Ernten werden in Röhrchen in Wasser eingeweicht, und keimen nach dem Abgießen des Wassers an der feuchten Glaswand bei 25—30° C viel besser als in der Erde; durch diese einfache Methode



Fig. 6

Holzkasten mit jungen Pflänzchen von *Oenothera Lamarckiana*, in gleichen Entfernungen gepflanzt. Für das Auspflanzen sind diese Rosetten bereits fast zu alt. Die Ziffer korrespondiert im Journal mit der Nummer des Samenträgers.

werden alljährlich viele Kulturen gerettet, welche sonst mißlingen würden. Die Schüsseln und Holzkästen bleiben in dem Gewächshause, bis die Pflänzchen sich kräftig bewurzelt haben und dadurch für das Auspflanzen auf die Beete tauglich sind. Hier breiten die Blätter sich bald auf dem Boden aus und wachsen meist so rasch heran, daß pro Tag ein neues Blatt zu der Gruppe kommt (Fig. 7).

Jeder Holzkasten enthält die Pflanzen für eine einzige Kultur. Diese umfaßt meist ein Viertel eines Beetes (1 Quadratmeter) oder mehr, wenn dieses erforderlich scheint. Von den 60—80 Pflänzchen des Kastens werden dann meist 15—25 ausgepflanzt. Darauf werden die übrigen in dem Kasten reihenweise spatiiert, ohne ihre Erdballen mehr als unumgänglich notwendig zu zerbrechen. Sie wachsen dann so weit

[1]) Aufgeschlossenes Hornmehl (aus Rindsklauen) von der Hornmehlfabrik des Herrn G. Schmidt in Schönbach bei Sebnitz in Sachsen.

heran, daß sie ihre differentiellen Merkmale erkennen lassen und mit denen des Beetes im Juni ausgezählt werden können. Es gibt nur wenige Hybriden, welche sich in dieser Weise in den Holzkästen nicht auszählen lassen. Bisweilen habe ich die Pflänzchen eines Kastens nach derselben Methode auch auf zwei Kästen verteilt.



Fig. 7

Oenothera Lamarckiana, eine junge Rosette von Wurzelblättern, kurze Zeit nach dem Auspflanzen, Mitte Juni 1911. Von oben gesehen.

Selbstverständlich kann, je nach den Bedürfnissen, von den beschriebenen Regeln abgewichen werden; auch habe ich nie versäumt, nebenbei Versuche über Düngung und Kultur zu machen, um wo nur möglich Verbesserungen anzubringen. Eine einzige Veränderung erfordert nicht selten eine neue Kontrolle sämtlicher übrigen Verfahrungsweisen.

§ 3. Die Kulturen der Bastarde

Die Kreuzungen und sonstigen künstlichen Befruchtungen in meinem Versuchsgarten habe ich stets selbst ausgeführt. Jede Pflanze trägt dabei eine Etikette, welche neben ihrer eigenen Nummer die Anweisung des zu benutzenden Pollens führt. In der in diesem Buche gefolgten Bezeichnungsweise kommt der Name der Mutter stets zuerst; *Oenothera Lamarckiana* × *Hookeri* bedeutet somit *Oen. Lamarckiana* befruchtet mit dem Staub der *O. Hookeri*. Da aus den Kreuzungen vielfach neue Typen hervorgehen, welche sich nur nach eingehendem Studium auf Kombinationen von elterlichen Merkmalen zurückführen lassen, habe ich sie oft mit eigenen Namen belegt, speziell wo es sich um Zwillingsbastarde handelte. So z. B. die *Oen. hybrida laeta* und *velutina*, welche im dritten Abschnitt ausführlich behandelt werden.

Die Befruchtungen fanden ausnahmslos an den auf den Beeten wachsenden Pflanzen statt, und niemals an Topfexemplaren, da diese zu schwach bewurzelt und zu klein sind, um zuverläßliche Ergebnisse zu versprechen.

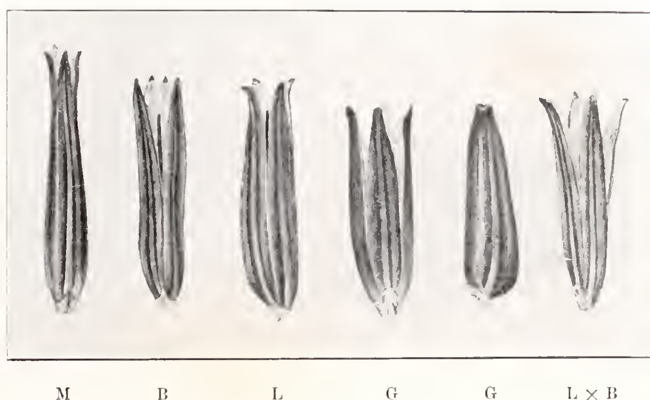
Selbstverständlich kann man nicht bei Regenwetter kastrieren oder bestäuben, doch halten die Pergaminbeutel im Regen sehr gut; irgend eine Benachteiligung durch Regen, sogar kurze Zeit nach der Operation, habe ich niemals bemerkt. Gegen Sonnenhitze habe ich die größeren Beutel oft durch Beschattung mittelst Papierkappen beschützt; ich wählte dazu dickes Papier, das vom Regen nicht aufgeweicht wurde.

Die Samenträger habe ich stets einzeln behandelt, den Blütenstaub aber nicht von einer einzigen Pflanze genommen, sondern von einer Gruppe gleichnamiger Individuen, welche von einer und derselben Mutter stammten. Die Reinheit des Pollens ist dadurch ausreichend gesichert, während man wohl stets für jede kastrierte Blüte am nächsten Tage den erforderlichen Pollen findet. Wollte man sich für jede Mutter auf einen einzigen Vater beschränken, so würden viele Blüten umsonst kastriert werden, oder viele Knospen abgeschnitten werden müssen ohne bearbeitet zu werden. Es würde dadurch ein ganz bedeutender Zeitverlust entstehen, der die Zahl der in der kurzen Sommerszeit möglichen Versuche sehr einschränken würde. Kastrierte Blüten kann man je nach den Arten und Bastarden oft sofort, oft aber erst am nächsten Tage mit Vorteil bestäuben. Der Pollen wird stets den ungeöffneten Blütenknospen entnommen, indem sich die Antheren in der Regel etwa einen halben oder einen ganzen Tag vor dem Blühen öffnen.

Stets habe ich neben den Bastarden die Kultur ihrer Eltern wiederholt, häufig auch mehrere Generationen nebeneinander angepflanzt. Es war dies erforderlich, da es sich häufig um Merkmale handelt, welche nur mittels eines direkten Vergleiches über allen Zweifel erhoben werden können. Die Unterschiede sind im allgemeinen gering, und nicht selten habe ich während einer oder mehrerer Generationen Merkmale übersehen, welche später, nachdem sie mir einmal aufgefallen waren, als durchaus

zuverläßliche Kennzeichen bei Zählungen gedient haben. Dem Besucher zeigen sie sich in Gruppen von 15—30 Exemplaren oft deutlich und unzweifelhaft, auch wenn sie dem Experimentator beim Auszählen von Gemengen, wie z. B. nach Spaltungen in Bastardgenerationen noch viele Mühe machen. Demgegenüber hat aber der Versuchsansteller den großen Vorteil, daß er die am meisten geeignete Periode für das Auszählen wählen kann. Denn manche Charaktere sind zu bestimmten Lebenszeiten viel besser ausgebildet als zu anderen. Es gibt sogar solche, welche vor der Blüte und bei der Fruchtbildung unzweifelhaft, während des Blühens aber nahezu unkenntlich sind.

Unsere Fig. 8 zeigt eine Gruppe als typisch ausgewählter Früchte im reifen, trockenen Zustande. Auf den ersten Blick glaubt man keine



M B L G G L × B

Fig. 8

Reife, meist aufgesprungene Früchte in natürlicher Größe gezeichnet.
M = *O. muricata*, B = *O. biennis*, L = *O. Lamarckiana*, G und G[1] = *O. gigas*, L × B = *O. Lamarckiana* × *biennis*.

zuverläßlichen Unterschiede zu sehen. Dennoch sind die Differenzen hier viel größer als in gewöhnlichen Bastardkulturen, da es sich, mit einer Ausnahme, um gute Arten handelt. Aber in ganzen Trauben oder in Dutzenden abgepflückter Kapseln ergeben sich auch solche kleine Differenzen als konstant und somit als zuverläßlich. Überhaupt gibt ein einziges Exemplar nur selten eine gute Vorstellung von der Schärfe seiner Merkmale, und dieses gilt leider auch von den Photographien, auf denen die Kennzeichen dem Ungeübten häufig gar nicht einleuchten wollen. Im Versuchsgarten, bei der Vergleichung von Gruppen von Pflanzen, fallen alle diese Schwierigkeiten glücklicherweise weg.

Zweiter Abschnitt

Reziproke und doppeltreziproke Bastarde

Kapitel I
Konstante reziproke Bastardrassen
(Tafel V—XII)

§ 1. Isogamie und Heterogamie

Unter den Verwandten der *Oenothera Lamarckiana*, welche die Gruppe *Onagra* bilden, treten die Bastardierungserscheinungen vielleicht in größerer Mannigfaltigkeit auf, als in irgend einer anderen Pflanzengattung. Weitaus die meisten dieser Bastarde sind einförmig und in den aufeinanderfolgenden Generationen konstant. Andere stellen in der ersten Generation Zwillinge dar, bisweilen sogar Drillinge und Vierlinge[1]), auch diese pflegen späterhin konstant zu sein. Wiederum andere spalten sich in der zweiten Generation, sei es nach der Mendelschen Regel *(O. brevistylis)*, sei es nach andern Verhältnissen (z. B. *O. Hookeri* × *O. biennis)*. In ihren Merkmalen sind die meisten dieser Bastarde mehr oder weniger einseitig ausgeprägte Mittelbildungen zwischen ihren Eltern; in andern Fällen schließt das eine Merkmal das entgegengesetzte völlig aus *(O. nanella)*.

Sehr oft sind in dieser Pflanzengruppe die beiden reziproken Bastarde einander ungleich[2]). Als solche bezeichnet man die beiden Formen, welche zwischen denselben Eltern bei verschiedener Verbindung erhalten werden, also wenn die eine Art das eine Mal als Vater und das andere Mal als Mutter in die Kreuzung eintritt. So blühen z. B. alle Exemplare von *O. biennis* × *O. biennis sulfurea* schwefelgelb, während *O. biennis sulfurea* × *O. biennis* die hochgelbe Blütenfarbe der Art zur Schau trägt. Diese Verschiedenheit der reziproken Mischlinge beruht, wie in diesem Abschnitt des Näheren begründet werden soll, auf einer Ungleichheit der männlichen und weiblichen Erbschaften derselben Art, und soll als *Heterogamie* bezeichnet werden[3]). Sie bildet eine, sonst

---

[1]) On twin hybrids. *Bot. Gazette*, Vol. 44 S. 401—407. On triple hybrids, a. a. O. Vol. 47 S. 1—8. Über die Zwillingsbastarde von Oenothera nanella. *Ber. d. d. Bot. Gesellsch.*, 1908 Bd. XXVI a. S. 667—676.

[2]) *Die Mutations-Theorie.* 1903 Bd. II S. 471.

[3]) Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis L.* und *O. muricata L. Biol. Centralbl.* Bd. XXXI Nr. 4 S. 99, 1911.

im Pflanzenreich jedenfalls sehr seltene Ausnahme von der Regel, daß die Eigenschaften einer Pflanze in derselben Weise durch ihren Pollen und durch ihre Eizellen übertragen werden *(Isogamie* oder *Homogamie).* Wird z. B. in dem Beispiel der Varietät *O. biennis sulfurea* die schwefelgelbe Farbe nur im Pollen, und nicht in den Samenknospen übermittelt[1], so leuchtet ein, daß der *O. b. sulfurea* × *O. biennis* diese Eigenschaft abgehen muß, während sie in dem reziproken Bastard genau in derselben Weise vorhanden sein wird, wie in der Varietät selbst[2].

Dieser Reichtum der Erscheinungen berechtigte zu der Erwartung, daß auf dem Wege der Bastardierung wichtige Schlüsse zu erhalten sind, welche vielleicht ein Licht auf den Vorgang des Mutierens werfen können[3]. Die Kreuzungen in der Mutationsperiode von *Oenothera Lamarckiana,* welche in ihrem Typus von den sonst geltenden Regeln abweichen, habe ich damals *Mutationskreuzungen* genannt. Seit dem Erscheinen meines Buches habe ich sie einem möglichst ausführlichen Studium unterworfen (vergl. Abschn. III und IV). Dabei hat sich herausgestellt, daß solches nur auf Grund einer eingehenden Kenntnis der mit der *O. Lamarckiana* zu kreuzenden Arten mit Vorteil geschehen konnte. Deshalb werde ich die ganze Behandlung in drei Abschnitte trennen und in dem vorliegenden wesentlich nur die ohne die *Lamarckiana* erhaltenen Ergebnisse besprechen (Abschn. II), während ich die Kreuzungen dieser Art mit anderen im dritten, und diejenigen ihrer Abkömmlinge und Mutanten im vierten Abschnitt beschreiben werde.

In den Vordergrund dieser ganzen Darstellung bringe ich die Erscheinung der Heterogamie. Sie ist am stärksten in den beiden europäischen Arten *O. biennis L.* und *O. muricata L.* ausgeprägt. Hier werden von den sichtbaren Eigenschaften einige nur mittels des Pollens und nicht durch die Eizellen auf die Kinder vererbt. Demgegenüber gibt es andere Merkmale, welche nur in den Eizellen, und nicht im Pollen übertragen werden. Oder allgemein: *Im Pollen und in den Eizellen werden verschiedene erbliche Eigenschaften auf die Nachkommen übermittelt.* Offenbar gilt dieses nicht von den Merkmalen der Gattung und der Untergattung; auch gilt es keineswegs von allen Artmerkmalen. So machen namentlich die Form und die Größe der Blumenblätter Ausnahmen von der Regel der Heterogamie, indem sie sich wie gewöhnliche isogame Eigenschaften verhalten. Dagegen ergeben sich die Merkmale der vegetativen Organe der beiden genannten Arten fast durchaus als heterogam, jedenfalls so vollständig, daß sie in den Kulturen stets als solche behandelt werden können.

---

[1]) Diese Annahme mache ich hier nur behufs der Darstellung, da ich die Frage nicht näher untersucht habe. Die Tatsachen könnten offenbar ebensogut durch eine Heterogamie der Art selbst erklärt werden.

[2]) W. T. Swingle hat vorgeschlagen, den Namen Heterogamie durch Allogamie zu ersetzen. Science N. S. Vol. XXXIII, Nr. 858, June 9, 1911.

[3]) *Die Mutations-Theorie* Bd. II S. 396 ff.

Es leuchtet ein, daß es zwischen heterogamen und isogamen Arten zahlreiche Übergänge geben kann, je nachdem ein größerer oder ein kleinerer Teil der Artmerkmale sich als heterogam ausnimmt. Von diesem Gesichtspunkte aus kann man die Arten in gewisse Gruppen einteilen. Völlig isogam verhält sich bis jetzt die *O. Lamarckiana,* und ich möchte dieses hier besonders betonen, weil es zeigt, daß die Heterogamie nicht etwa eine von den wesentlichen Ursachen des Mutierens ist. Sie ist nur in methodischer Hinsicht von ausgezeichneter Wichtigkeit. Nahezu völlig isogam verhalten sich die amerikanischen Arten: *O. Hookeri, O. Cockerelli* und *O. strigosa*[1]); ihre reziproken Bastarde sind einander in allen wesentlichen Punkten gleich, wie wir später (§ 8) sehen werden. Ich werde sie der Bequemlichkeit halber schlechthin als isogam bezeichnen. Eine zweite Gruppe bilden *O. biennis Chicago* (§ 6) und *O. cruciata* Nutt.; sie verhalten sich bei den Kreuzungen in einigen Fällen als isogam, in anderen aber als heterogam, je nachdem die einen oder die anderen Eigenschaften zu denen des zweiten Elters der Kreuzung in Gegensatz treten. Es entstehen dadurch komplizierte Verhältnisse, welche fast nur bei der Betrachtung der einzelnen Fälle zur völligen Klarheit gelangen[2]).

Die letzte Gruppe bilden die beiden oben genannten europäischen Arten, *O. biennis L.* und *O. muricata L.* Mit Ausnahme einiger Blütenmerkmale sind sie, wie bereits bemerkt, nahezu völlig heterogam, sie sollen dementsprechend einfach als heterogame Arten bezeichnet werden. Wegen des Gegensatzes zu dem allgemein geläufigen Bilde der Bastardierungserscheinungen werde ich sie hier in den Vordergrund stellen und in den jetzt folgenden Paragraphen ausführlich behandeln. Ihnen schließt sich eine bis jetzt nur nebenbei untersuchte Form an, welche ich in § 7 als *O. Millersi* bezeichnen werde.

---

[1]) Vergl. unten, § 7 dieses Kapitels.

[2]) An dieser Stelle möchte ich die Möglichkeit hervorheben, daß die im Pollen und die in den Eizellen einer Art vererbten Eigenschaften einander zwar gleich sind, aber dennoch derartig gebunden, daß sie nicht von dem einen Geschlecht auf das andere übergehen können. Isogam in ihren Merkmalen, wäre eine solche Art heterogam in ihren Potenzen. Offenbar würde sich eine solche Sonderung bei der Fortpflanzung der Art selbst nicht verraten, wohl aber in ihren Bastarden. Diese würden sich als heterogame verhalten müssen. In ihnen würden die männlichen und weiblichen Erbschaften verschieden sein, und nicht durch das eine Geschlecht auf das andere übertragen werden können. Kreuzt man solche Bastarde mit anderen, so werden die reziproken Produkte einander ungleich sein können.

Ich habe diese Frage nicht näher untersucht, doch scheint es mir, daß manche von mir beobachtete Erscheinungen vielleicht durch sie eine Erklärung finden dürften. So z. B. die Fälle, in denen die Bastarde von *O. Cockerelli* von denen verwandter Arten abweichen. Auch kann die Vorstellung vielleicht einiges Licht auf die Entstehung heterogamer Mutanten aus isogamen Arten werfen, wie z. B. von *O. scintillans* aus *O. Lamarckiana.*

§ 2. *Oenothera biennis* Linné

Tafel V

Als LINNÉ in den Jahren 1735—1738 in Holland lebte, wuchs die *Oenothera biennis* bereits in unseren Dünen, und der von ihm gewählte Name beweist deutlich, daß er ihre Art zu wachsen genau beobachtet hat. Schon um mehr als ein Jahrhundert vor dieser Zeit war unsere Pflanze aus Virginien nach Europa übergeführt worden (1614), und sie mag also damals in den Dünen wohl ungefähr dieselbe Verbreitung gehabt haben wie jetzt[1]).

Das Herbar LINNÉS wird bekanntlich von der Linnean Society im Burlington Hause in London aufbewahrt. Es enthält nur einen einzigen Zweig von *O. biennis*. Da Pflanzen damals ohne Angabe des Fundortes getrocknet wurden und da im Herbar LINNÉS die aus dem botanischen Garten in Upsala genommenen Exemplare mit H. U. angedeutet sind, diese Angabe aber bei dem erwähnten Zweige fehlt, darf man als sehr wahrscheinlich annehmen, daß der Zweig von LINNÉ in den Dünen Hollands gesammelt worden ist. Wesentlich auf diesem Zweig beruht die Diagnose der Art in seinen *Species plantarum*, Ed. I, Tom I, S. 346 (1753). Ich habe dieses Exemplar sorgfältig mit der jetzt in unseren Dünen wachsenden Form verglichen und fand keine Unterschiede. Ich folgere daraus, daß die von mir in meinen Versuchen benutzte Form, welche unseren Dünen entnommen wurde, die *O. biennis L.* ist.

Daß die Pflanze zweijährig ist, wurde bereits von LINNÉ im Hortus Cliffortianus und im Systema, genera et species plantarum (1835, S. 356) beschrieben, denn es heißt dort: *Primo anno vix floret, alterno floret et perit.* Und daß sie den Typus darstellt, der schon damals in Europa weit verbreitet war, geht aus einer Angabe in den Species plantarum (I. Ed., S. 346) hervor, wo er sagt: *Habitat in Virginia, unde 1614, nunc vulgaris Europae.*

Ob die Pflanze auch später in Virginien beobachtet worden ist, habe ich nicht ermitteln können. Die Form, welche in den amerikanischen Floren gewöhnlich als *O. biennis* beschrieben wird, ist eine ganz andere, welche durch höheren Wuchs, kleinere Blüten, mehr beblätterte Trauben und manche andere Merkmale von der unserigen verschieden ist, und namentlich viel leichter und in viel höherem Prozentsatz einjährige Individuen hervorbringt. Diese Form bedarf, wie die zahlreichen anderen elementaren Arten der *O. biennis* einer genaueren systematischen Prüfung. Ich habe sie in den östlichen Staaten Nordamerikas vielfach beobachtet, und oft in abweichenden Typen; die für meine Versuche be-

[1]) GATES hält die Form von 1614 für „closely resembling though not identical with the *O. Lamarckiana*", was die Identität mit der jetzt in unseren Dünen wachsenden Form nicht ausschließt. *Iowa Acad. of Science* 1911, S. 86.

nutzte Form sammelte ich unweit Chicago und nenne sie daher vorläufig *Oen. biennis Chicago*[1]).

Die in meiner Mutationstheorie und in sonstigen Mitteilungen sowie im vorliegenden Buche als *O. biennis* besprochene Form ist stets die europäische, in unseren Dünen wachsende, mit dem Originalexemplare Linnés identische Unterart.

Die Frage, ob *Oen. biennis* vielleicht bereits vor 1614 in Europa einheimisch war, ist ausführlich von Alphonse De Candolle in seiner Géographie botanique raisonnée behandelt worden (1855, T. II, S. 710—713). Er zeigt klar, daß sie den damaligen Botanikern unbekannt war und folgert daraus, daß diese jetzt so verbreitete europäische Art damals als neu aus Amerika eingeführt worden ist. Die ganze Gattung *Oenothera* ist ja auch amerikanischen Ursprunges.



Fig. 9
Oenothera sp. nova von Manhattan in Kansas[3]).

Im Vergleich zu der am weitesten verbreiteten amerikanischen Form wird unsere Pflanze bisweilen *O. biennis grandiflora* genannt. Ich erhielt Samen unter diesem Namen aus dem bekannten Garten des Herrn Correvon bei Genf, erzog daraus aber genau dieselbe Pflanze wie unsere *O. biennis L.* Im Herbar des botanischen Institutes der Universität von Minnesota zeigte mir der Direktor Herr Freeman, als ich ihn im Sommer 1904 besuchte, eine Pflanze mit der Etikette *O. biennis grandiflora*, welche gleichfalls mit der europäischen Form identisch war. Als *O. biennis* wurde dort eine Unterart mit kleineren Blüten aufbewahrt; beide waren in der Umgegend eingesammelt worden. Auch fand ich selbst diese beiden Formen unweit *North Town Junction* bei *Minneapolis* im Freien, und sammelte ihre Samen für meine Kulturen ein[2]).

Die kleinblütige, hochwüchsige Form, welche ich als *O. biennis Chicago* andeute, scheint in den Vereinigten Staaten von New York und Washington bis in Kansas und Missouri sehr weit verbreitet zu sein, den westlichen Staaten und namentlich Kalifornien dagegen zu fehlen. Ich beobachtete sie an sehr zahlreichen Orten, fand aber in verschiedenen Gegenden abweichende

[1]) Vergl. diesen Abschnitt Kap. II, § 7 und meinen Aufsatz On triple hybrids, *Botan. Gazette*, Vol. 47, Nr. 1, S. 1 (1909).

[2]) Teunis-bloemen in Noord-Amerika, *Album der Natuur 1905.*

[3]) Mit Blüten, welche sich in der Regel nicht öffnen, aber dennoch reichlich Frucht bilden. Allgemein um Manhattan. 2 m hoch. legi Sept. 1904, Kult. 1905.

Typen, welche sich auch bei der Kultur im Versuchsgarten in 1905, aus den in 1904 eingesammelten Samen, verschieden verhielten (Fig. 9 und 10). Es gab Formen, welche über 4 Meter an Höhe erreichten, und andere, welche nur klein blieben. Einige öffneten in meiner Kultur ihre Blütenknospen fast nie (Fig. 9) und setzten dennoch reichlich Samen an, andere blüten an jedem Abend und wurden fleißig von Hummeln und Nachtschmetterlingen besucht. Diese abweichenden Typen habe ich namentlich im westlichen Teil von Missouri und im östlichen Teil von Kansas eingesammelt, also wohl in der Gegend, wo vermutlich das Zentrum der geographischen Verbreitung der ganzen Gruppe von Unterarten liegt. Sie führten mich, namentlich auch mittels der nachher im Versuchsgarten ausgeführten Kulturen, zu der Ansicht, daß die *O. biennis* eine sehr formenreiche Sammelart ist, über welche ein eingehendes vergleichendes Studium sich sehr lohnen würde[1]). Dazu müssen aber an möglichst zahlreichen Fundorten Samen eingesammelt und nebeneinander in einem Versuchsgarten kultiviert werden.



Von Courtney, am Ufer des Missouri — Von North Town Junction bei Minneapolis[2])

Fig. 10

Oenothera species novae.

Oenothera biennis hat Selbstbefruchtung. Die Antheren öffnen sich bereits in der Knospe, etwa einen ganzen Tag vor dem Öffnen der Blüten. Der Blütenstaub umgibt die Narben und befruchtet diese, sobald er sie berührt. Gewöhnlich sind die Staubröhren vor der Blüte bereits soweit in die Narben und den Griffel hinabgedrungen, daß man die Knospe vor dem Öffnen abschneiden kann, ohne die Befruchtung zu beeinträchtigen. Ich habe mehrfach ganze Trauben

[1]) Vergl. oben S. 16. Historische und systematisch-kritische Untersuchungen über *O. biennis* und verwandte Arten hat namentlich R. R. Gates gemacht; vergl. dessen Mutation in Oenothera, *American Naturalist,* 1911, S. 577 u. 587 und die dort zitierte Literatur.

[2]) Beide Formen sehr nahe verwandt mit *O. biennis L.;* gesammelt Sept. und Aug. 1904, Kult. 1905. 1—1,5 m hoch. Rispen mit nahezu reifen Früchten.

mit gut gefüllten Früchten in dieser Weise erhalten; sie garantieren selbstverständlich reine Befruchtung. Da aber bei ungünstigem Wetter der Versuch bisweilen mißlingt, tut man besser, die Trauben in Papierdüten einzuhüllen und die Knospen sich öffnen zu lassen. Ohne jede weitere künstliche Hilfe findet dann stets ein normaler Samenansatz statt.

Dieses frühzeitige Öffnen der Antheren hat aber auf der anderen Seite den Nachteil, daß diese Organe behufs des Kastrierens aus jugendlichen Knospen entfernt werden müssen. Die Pflanze erträgt diese Operation bei kühlem Wetter gut, an heißen Tagen wirft sie aber oft die so behandelten Knospen ab, bevor die Narben empfängnisfähig werden. Immer geschieht dieses zwar nicht, doch hat dann die künstliche Bestäubung oft nur einen unvollständigen Erfolg, indem man nur etwa halbgefüllte Früchte bekommt. Trotz dieser Schwierigkeiten gelingen Kreuzungen mit verwandten Arten, auch mit der *O. Lamarckiana* und ihren Abkömmlingen, in der Regel in völlig genügender Weise.

In unseren Dünen ist *Oenothera biennis* sehr verbreitet, während *O. muricata* seltener ist und die Nähe des Meeres vorzieht. Die *O. Lamarckiana* wird hie und dort als Futter für die Fasanen gesät, vermehrt sich dann während einiger Jahre stark, scheint aber nur selten ihr Gebiet zu vergrößern.

Dieser Sachlage entsprechend ist es leicht Standorte von *O. biennis* zu finden, auf denen die beiden anderen Arten fehlen. Und solches ist deshalb wichtig, weil diese nahe verwandten Arten auch im Freien sich sehr oft kreuzen, und dadurch einem nur zu leicht Bastard-Exemplare oder unrein befruchtete Samen in die Hände spielen können. Hierauf komme ich bei der Besprechung der *O. muricata* zurück; für die *O. biennis* fällt diese Betrachtung glücklicherweise völlig weg.

Für die Stammpflanzen meiner Kulturen habe ich einen Fundort zwischen Beverwyk und Wyk aan Zee, in der Nähe eines dort befindlichen alten Denkmales gewählt. Ich hatte im Anfang die Gelegenheit, diese ganze Gegend bis stundenweit von dem Denkmal zu durchforschen und mich zu überzeugen, daß weder *O. muricata* noch *O. Lamarckiana* dort vorkommen. Auf die Art-Reinheit der am Denkmal wachsenden Gruppe von mehreren Tausend Individuen konnte ein Verdacht somit nicht fallen.

Auf diesem Fundort habe ich dreimal am Ende eines Winters Rosetten von Wurzelblättern eingesammelt und sie in meinen Versuchsgarten übergepflanzt. Es geschah dieses in den Jahren 1897, 1899 und 1905. Die so erhaltenen Kulturen enthielten einige *sulfurea*-Exemplare, welche isoliert und für sich behandelt wurden. Unter den hochgelb blühenden konnten also *sulfurea*-Bastarde vorkommen, ohne daß es möglich war, diese weder an ihren eigenen Merkmalen, noch an denen ihrer Nachkommenschaft zu erkennen (S. 31). Jedesmal wurden zahlreiche blühende Exemplare einzeln in Pergaminbeuteln eingehüllt, um reine Samen für die Aussaaten der nächsten Jahre zu bekommen. Die Kulturen, welche von den Rosetten von 1897 und 1899 abstammten, wurden 1905 abgeschlossen; seitdem habe ich nur von der neuen Einfuhr von 1905 Samen benutzt und zwar in allen folgenden Jahren von diesen Pflanzen selbst, also ohne zu einer dritten Generation zu schreiten. Mehrfach habe ich in den aufeinanderfolgenden Jahren Samen von derselben Mutterpflanze ausgesät. Fast stets bestimmte ich dabei einen Teil zur Blüte im ersten Sommer, während ein anderer Teil durch spätes Auspflanzen dazu veranlaßt wurde, zweijährige Individuen hervorzubringen.

Falls nichts weiteres vermerkt wird, sind die in den angegebenen Jahren (1897, 1899 und 1905) zu Kreuzungen benutzten Exemplare somit als Rosetten im Freien eingesammelt worden und diejenigen der übrigen Jahre unmittelbar aus den Samen solcher eingeführten Pflanzen hervorgegangen.

§ 3. *Oenothera muricata* Linné

Tafel VII

Diese Art ist erst nach dem Tode LINNÉs (1778) in Europa eingeführt worden und zwar aus Kanada von JOHN HUNNEMANN im Jahre 1789. Aber bereits vor dieser Zeit fehlte sie den botanischen Gärten nicht, und in dem Herbar von LINNÉ fand ich einen Zweig, der mit H. U. bezeichnet und also dem botanischen Garten in Upsala entnommen war. Angenblicklich kommt die Art in Europa ziemlich verbreitet vor, ist aber überall viel seltener als die *O. biennis*[1]).

In den Vereinigten Staaten Nord-Amerikas, und namentlich in dem zentralen Teile fand ich die *O. muricata* während einer Reise in 1904 in einer Reihe von Unterarten, von denen aber keine mit unserer Pflanze identisch war, was sich namentlich im folgenden Jahre bei der Kultur im Versuchsgarten herausstellte. Solche Formen sammelte ich in der südlichen Umgegend von Chicago (Fig. 11), in den Dünen am Ufer des Michigan-Sees unweit Millers in Indiana, bei Courtney und bei Webb-City im westlichen Teile Missouris, namentlich aber in der Gegend von Manhattan und Lawrence in Kansas. Oft wuchs die Art an solchen Stellen in vielen Tausenden von Exemplaren, bisweilen mit *Oen. biennis* zusammen, an anderen Stellen aber für sich allein. Letzteres war namentlich in Kansas der Fall. Die *Oenothera muricata* ist somit eine Sammelart, ähnlich wie die *O. biennis*.



Fig. 11
Oenothera muricata, eine unbeschriebene Unterart, gemein in der Umgegend von *Chicago;* gesammelt Sept. 1904, Kult. 1905.

Aus diesem Grunde habe ich dann den einzigen Zweig, der als Beleg der LINNÉschen Art in seinem Herbar aufbewahrt wird, genau

[1]) Vergl. u. a. ALPH. DE CANDOLLE, Géographie botanique raisonnée II, S. 725 usw.

mit der Unterart unserer Dünen verglichen. Soweit ich es beurteilen konnte, fand ich keinen Unterschied, und ich glaube deshalb unsere Sorte als *O. muricata L.* bezeichnen zu sollen. Allerdings sind die Differenzen zwischen den Unterarten nur geringe, und an getrockneten Exemplaren oft schwer zu erkennen. Dazu kommt, daß das Objekt im Herbar Linnés nur ein schwacher Seitenzweig ist. Auf der anderen Seite hat bisher niemand auf die Existenz von Unterarten von *O. muricata* aufmerksam gemacht, und läßt sich somit den amerikanischen Floren nicht entnehmen, ob vielleicht ein anderer Typus als der unsrige dort am meisten verbreitet ist.

Kreuzungsversuche habe ich nur mit der *muricata* unserer Dünen ausgeführt und mit diesem Namen wird im folgenden stets diese Unterart gemeint.

Die Pflanzen für meine Kulturen habe ich den Dünen südlich von Zandvoort entnommen, von einer Stelle, welche möglichst frei von *O. biennis* war. Doch wächst diese letztere Art hier fast überall und dementsprechend kommen auch Bastarde vor, wie ich demnächst beschreiben werde.

Von der erwähnten Stelle wurden im September 1894 Samen und im Frühling 1905 Rosetten von Wurzelblättern gesammelt. Aus der ersteren Einfuhr hatte ich von 1895—1905 vier aufeinanderfolgende Generationen, teils einjährig, teils zweijährig. Die erste Generation blühte etwa zur Hälfte in 1895 und die andere Hälfte in 1896. Es waren in diesem Jahre sechs sehr hohe und kräftige Pflanzen, von denen fünf den oberen Teil ihrer Infloreszenz verbänderten. Die faszierten Partien erreichten eine Breite von bis 4 cm. Aus ihren Samen hatte ich im Sommer 1897 eine zweite, in 1899 und 1902—1903 eine dritte und in 1904 und 1905 die vierte Generation. Dann habe ich die Rasse abgebrochen, und weiterhin nur von der neuen Einfuhr kultiviert.

Von dieser, welche 1,80 m hohe sehr kräftige zweijährige Pflanzen lieferte, wurden mehrere in Pergaminbeuteln der Selbstbefruchtung überlassen. Drei von ihnen wählte ich als die besten, und säte in den folgenden Jahren nur von ihren Samen. Somit waren 1906—1910 meine Pflanzen stets von der zweiten Generation, wenn man die eingeführten Rosetten als erste Generation bezeichnet. Ich kultivierte sie teils einjährig, teils zweijährig.

Wie bereits erwähnt, kommen in unseren Dünen bisweilen Bastarde zwischen *O. muricata* und *O. biennis* vor. Es ist somit erforderlich, die möglichen Folgen dieser Erscheinung hier näher ins Auge zu fassen. Einerseits kann man bei dem Einsammeln von Samen auf unzweifelhaften *muricata*-Exemplaren Proben finden, welche ganz oder teilweise von *O. biennis* befruchtet worden waren. Andererseits kann man überwinterte Rosetten wählen, unter denen Bastarde vorkommen, ohne daß dieses im Frühling, vor dem Anfang der Vegetationszeit, im Freien zu bemerken wäre. In beiden Fällen wird sich der Sachverhalt aber bei der Kultur im Garten ergeben.

Glücklicherweise gibt es nun zwischen *O. muricata* und *O. biennis* nur zwei Bastardtypen. Man findet sie auf unsern Tafeln IX und XI sowie X und XII abgebildet. Sie sind in Kulturen stets deutlich kenntlich. Abgeleitete Bastarde, wie solche ja zweifelsohne auch in den Dünen vorkommen müssen, führen entweder einen dieser beiden Typen oder kehren zu den Formen der elterlichen Arten zurück. Andere Zwischenformen gibt es nicht. Diese Umstände erleichtern offenbar das Auffinden der echten Bastarde.

Ich führe jetzt ein Beispiel eines solchen Fundes an. Im September 1894 wurde unweit Zandvoort ein schön verbänderter bis 1,3 cm breiter Stengel mit reifen Früchten und Samen gefunden. Weder die Überreste der Blüten, noch diejenigen der Blätter reichten aus, um den Typus genau zu bestimmen, doch kam dieser jedenfalls der *O. biennis* viel näher als der *O. muricata.* Aus den Samen erhielt ich 1895 ein Beet von etwa 2 qm, welches ein Gemenge zweier Typen trug. Bereits an den jungen

Rosetten, bei einer Länge der Blätter von 10 cm, war dieses deutlich zu erkeunen. Von den schmalblättrigen blühten die meisten im ersten Sommer; sie verhielteu sich als echte *O. muricata*. Die breitblättrigen dagegen trieben im ersten Jahre keine Stengel, sonderu wurden überwintert und blühten 1896. Es waren zwanzig Pflanzen, von denen 6, also etwa 30 %, schöne Verbänderungen trugeu, wie die Mutter. Sie ergaben sich als zum Bastardtypus *O. muricata* × *biennis* gehörig, sowohl im Laube und in den Blüten als auch in ihrer bedeuteud herabgesetzten Fruchtbarkeit bei Selbstbestäubnng.

Die Erklärung dieses Sachverhaltes ist uun eine sehr einfache und unzweideutige. Wie wir iu dem dritten Teile dieses Abschnittes sehen werden, geben die Bastarde bei Selbstbefruchtung eine einförmige Nachkommenschaft. Ebenso bei Kreuzung, wenu Selbstbefruchtung ausgeschlossen ist. Der gemischte Zustand der geernteteu Samen deutet also auf gemischte Befruchtung; ein Teil war selbstbefruchtet, aber ein anderer Teil gekreuzt. Die eingesammelte Pflanze war, wie ihre eigenen Blätter und Blüten gelehrt hatten, keine *muricata*, und kann auch keine reine *biennis* gewesen sein, weil uuter ihren Kiudern die *muricata* vertreten war. Sie mußte somit eine Bastard sein und zwar *O. muricata* × *biennis*. Denn dieser gibt, wie später erörtert werden soll, bei Selbstbefruchtnng sowie bei Kreuzung mit *O. biennis* ihren eigenen Typns wieder; bei Bestäubung mit dem Staube der *O. muricata* aber diesen Typus. Und damit ist der gemischte Zustand ihrer Nachkommenschaft völlig erklärt.

Es ergibt sich somit, daß im Freieu Kreuzbefruchtungeu stattfindeu und daß daraus auch in deu Dünen Bastarde hervorwachsen können, wenigsteus vom Typus *O. muricata* × *biennis*. Die reziproken Bastarde sind viel schwächer und dürften daher in der Regel in den Düneu wohl nicht die erforderlichen Bedingnngen für ihr Wachstum finden.

§ 4. *Oenothera muricata* × *biennis*

(Tafel IX und XI)

O. muricata habe ich in meinem Versuchsgarten mehrfach mit *O. biennis* befruchtet, aber nur aus zwei Kreuzungen habe ich mehr als eine Generation erzogen. Die übrigen bestätigten in der ersten Generation die mit diesen beiden erhaltenen Resultate und sollen deshalb fernerhin nicht erwähnt werden. Die fraglichen Bastardierungen fanden 1895 und 1905 statt.

Für den ersteren Versuch bestimmte ich eine Pflanze, welche ich 1895 dem obeu beschriebeuen Fundort von *O. muricata* bei Zandvoort entnommen hatte, und befruchtete sie, als sie in meinem Versuchsgarten blühte, mit dem Staube vou Blüten, welche ich zu diesem Zwecke bei dem Denkmale unweit Wyk aan Zee gepflückt hatte. Wie bereits in meiner *Mutations-Theorie* (Bd. II, S. 68) beschrieben wurde, erzog ich aus dieser Krenzung vier Generationen von Bastarden und zwar 1896—1900. Iu späteren Jahren habe ich danu nene Kulturen von der dritten uud vierten Generation gemacht, den Stammbaum aber uicht weiter verfolgt. Alle die erzogenen Bastarde hatten den auf Tafel IX und XI abgebildeten Typus.

Die nrsprüngliche Kreuzung hatte nur eine geringe Samenernte geliefert. Die aus ihr hervorgegangene erste Generation war teilweise einjährig und schwach, zum anderen Teile aber zweijährig uud sehr kräftig. Aus den letzteren Pflanzen erhielt ich 1898 die zweite Generation. Sie umfaßte im Juni 240 junge Pflanzen, von deneu nur 180 am Leben erhalten wurden, und etwa 70 es zur Blüte brachten. Es wurden uahezu 100 Rosetten überwintert; davon aber nur ein Dutzend bis zur Blüte und zur Fruchtreife kultiviert. Aus ihren reiu befruchteten Samen eutstand die dritte Generation in 1899, welche gleichfalls zum Teil einjährig war. Ich erntete die Früchte und hatte 1900 die vierte Generation, welche 76 Individuen und unter diesen 22 blühende zählte.

Iu deu Jahreu 1902/3 wiederholte ich die dritte Generatiou aus Samen von zweijährigen Individuen der zweiten, welche 1899 reiu befruchtet waren. Ich bekam 45

Pflanzen, von denen 15 im ersten Jahre blühten und 30 überwintert wurden. Von diesen haben 26 geblüht und 14 von ihnen zeigten dabei mehr oder weniger schöne Verbänderungen des Stengels und der Blütentraube. Unter diesen hohen, reich verzweigten und sehr kräftigen Individuen wechselte die Größe der Blumen in auffallender Weise. In einigen erreichten die Petalen nur eine Länge von 1 cm, in andern von über 1,5 cm, während die meisten Individuen Blumen von mittlerer Größe trugen.

Im Jahre 1904 und später in 1907 habe ich die vierte Generation wiederholt, und zwar 1904 in 74 Exemplaren, von denen 28 geblüht haben. Im Frühling 1907 säte ich nochmals Samen von 1903 aus und erzog 18 blühende einjährige und 9 im zweiten Sommer blühende Pflanzen (1908).

Zusammenfassend finden wir:

Kreuzung: *O. muricata* × *biennis*, 1895.

	Anzahl Exemplare	Blühend und überwintert
1. Generation 1896—1897	50	
2. Generation 1898—1899	240	70 (1) + 100 (2)
3. Generation 1899	55	25 (1) + 20 (2)
Generation 1902—1903	45	15 (1) + 30 (2)
4. Generation 1900	76	55 (1) + 21 (2)
Generation 1904	74	28 (1)
Generation 1907—1908	27	18 (1) + 9 (2)
Zusammen:	567	

Im ganzen hatte ich also 567 Exemplare des Bastardes, von denen etwa die Hälfte, teils im ersten, teils im zweiten Jahre geblüht haben. Sie zeigten ausnahmslos denselben Typus.

Die zweite Kreuzung habe ich 1905 ausgeführt und zwar mit den damals in meinem Garten blühenden Pflanzen, welche aus den im Freien gesammelten Rosetten entstanden waren (vergl. S. 36).

Die erste Generation erzog ich 1907. Ich hatte 35 Pflanzen, von denen 6 blühten und die übrigen 29 bis zum Winter Rosetten blieben. Von ihnen starben 5 im Winter, während die übrigen im zweiten Sommer geblüht und Früchte getragen haben. Aus den Samen von 1905 wiederholte ich 1908 die erste Generation in 45 Exemplaren, von denen 5 im ersten Sommer und 2 nach Überwinterung blühten. Die zweite Generation erhielt ich 1909 aus Samen von 1908. Es waren im ganzen 121 Pflanzen, von denen etwa 12 zur Blüte gelangten. Aus ihren Samen hatte ich 1910 zusammen 15 blühende Individuen und 40 Rosetten der dritten Generation.

Diese Kultur umfaßt somit aus der

Kreuzung 1905:

	Anzahl d. Exemplare	Blühend
1. Generation 1907—1908 . . .	35	. . . . . 6 (1) + 24 (2)
1. Generation 1908	45	. . . . . 5 (1) + 2 (2)
2. Generation 1909	121	. . . . . 12 (1)
3. Generation 1910	55	. . . . . 15 (1)
Zusammen:	256	38 (1) 26 (2)

Der Umfang dieser Kulturen war geringer als der im ersten Versuch, und zwar namentlich aus dem Grunde, daß den einzelnen Pflanzen viel mehr Raum gegeben wurde, damit sie sich möglichst kräftig ausbilden könnten. Auch hier hatten die Pflanzen aber ausnahmslos denselben Typus.

Oenothera muricata × *biennis* ist in hohem Grade goneoklin nach der Vaterseite oder patroklin. In einigen Stadien ihres Lebenslaufes sieht sie der *O. biennis* zum Verwechseln ähnlich. Einzelne abweichende Individuen in einer Kultur könnten dann leicht übersehen werden, aber nach einigen Wochen würde der Unterschied doch zum Vorschein treten.



Fig. 12
Oenothera muricata × *biennis*. Vierte Generation. Mitte Sept. 1907 [1]).

[1]) Auf dem Höhepunkt der Blüteperiode. Die auf Tafel. IX abgebildete Rispe wurde Ende Oktober 1910 gezeichnet und stellt nahezu den Schluß der Blüteperiode dar.

Bei solchen geringen Differenzen ist es sehr wesentlich, nur kultivierte Exemplare zu vergleichen, welche in der unmittelbaren Nähe ihrer Eltern und unter gleichen Kulturbedingungen gezogen werden. Wegen der individuellen Fluktuationen ist es ferner zweckmäßig, die Typen nicht an einzelnen Exemplaren, sondern an kleinen oder größeren Gruppen zu studieren. Zwölf bis fünfzehn Pflanzen reichen in der Regel schon aus, um ein Bild des Typus zu geben, doch habe ich vielfach die doppelte Anzahl bis zur Blüte und Fruchtreife kultiviert und in den jugendlichen Stadien noch mehr. Leider setzen die geringe Fruchtbarkeit und die schwache Keimfähigkeit des Bastards dem Umfang der Versuche meist eine ungewünschte Grenze. Alljährlich hatte ich neben den Bastarden die beiden elterlichen Arten in Kultur und mehrfach blühten die Individuen verschiedener Generationen zu derselben Zeit. So z. B. in 1907 und 1908 die erste Generation der einen und die vierte aus der anderen Kreuzung (S. 40). Das letztere ist zumal zu dem Zwecke von Wichtigkeit, um sich von der Identität der aufeinanderfolgenden Generationen zu überzeugen.

Die jetzt folgende Beschreibung gilt für die Pflanzen meines Versuchsgartens (vergl. Tafel V, VII, IX und XI). Auf magerm Sandboden, oder in einem wärmeren und trockneren Klima sehen die Pflanzen ganz anders aus. Ihre Differenzen werden aber wohl dieselben bleiben.

Von der *O. muricata* ist unser Bastard immer leicht und sicher zu unterscheiden, weil diese Art sehr schmale Blätter und kleine Blumen hat. Ich werde also in meiner Beschreibung vorwiegend von einer Vergleichung mit *O. biennis* ausgehen und angeben, in welchen Punkten der Bastard sich mehr der Mutter nähert.

Der Bastard ist weder stärker noch schwächer als die beiden Eltern. Auch in der Größe der Rosetten und in der Höhe der Stengel weicht er nicht ab; in diesen Punkten sind auch die Eltern unter sich im wesentlichen gleich.

In der ersten Jugend, bis etwa drei Monate nach der Aussaat, haben die Pflänzchen auffallend schmale Blätter und gleichen mehr der *O. muricata* als der *O. biennis*. Sobald sich aber, nach dem Auspflanzen auf dem Beete, die Rosetten zu bilden anfangen, nehmen die Blätter die breitere Form von *O. biennis* an, und schließen, indem sie sich flach dem Boden andrücken, ohne Lücken aneinander an. Noch im Juli hält es schwer, sie von der *Oen. biennis* zu unterscheiden; legt man ein Wurzelblatt des Bastards auf ein gleichaltriges der Art, so findet man weder in Länge und Breite, noch in der Form, noch am Rande konstante Unterschiede. Jede Erinnerung an *O. muricata* scheint verschwunden zu sein.

Falls die Rosetten keinen Stengel treiben, wachsen sie bis in den Winter hinein, und werden immer größer und stärker. Dabei prägen sie allmählich einen eigenen Typus aus, der auf Taf. XI dargestellt worden ist, und der sich immer sicher, wenn auch oft nicht leicht, von der *O. biennis* unterscheiden läßt. Die Blätter sind jetzt bedeutend länger und schmäler, meist nur die halbe Breite und oft nahezu die doppelte Länge erreichend. Dazu sind sie sehr zahlreich, den Boden ringsherum meist lückenlos deckend. Die Farbe ist ein leuchtenderes Grün, der Rand ist feiner gezähnelt. Offenbar stehen Blattbreite und Blätterreichtum unter dem Einflusse der erblichen Eigenschaften der *O. muricata*.

Die aufwachsenden Stengel sind dichter beblättert; ihre Blätter gleichen denen der *O. biennis*, weichen aber in Breite und Form, unter dem Einflusse der *O. muricata*, mehr oder weniger bedeutend ab. Man sieht dies am deutlichsten, wenn man das unterste Blatt der Blütentraube vergleicht. Es ist beim Bastard etwas länger, spitzer und mehr gezähnt als bei der Art. Aus mehreren Messungen im Juni 1910 fand ich für dieses Blatt beim Bastard 19 × 4,5 cm und bei der Art 17 × 5,0 cm als mittlere Zahlen.

Die Infloreszenzen zeigen am deutlichsten die gemischten Eigenschaften der beiden Eltern. Sie sind dicht beblättert und reich an Blüten wie *O. muricata*, aber großblumig wie die *O. biennis*. Während bei letzterer Art jeden Abend sich an einer Traube meist nur 2—3 Blüten öffnen, steigt die Zahl bei *O. muricata* und bei dem Bastard oft zu einem halben Dutzend, namentlich am Anfang der Blütenperiode. In Verbindung mit den großen Blumen wird dadurch die Schönheit des Bastardes weit bedeutender als jene der beiden Eltern, doch ist die Farbe der Blumenblätter eine blassere. Die Bracteen überragen bei *O. muricata* im Anfang oft die Blüten, während sie bei *O. biennis* kürzer sind. Beim Bastard halten sie etwa die Mitte; die Traube ist reich und dicht belaubt, aber die Blüten ragen völlig aus dem Laube hervor. Mit zunehmender Blütezeit treten bei allen Formen die Bracteen immer mehr in den Hintergrund.

Die Blüten öffnen sich bei *O. biennis* abends sehr weit, indem ihre Petalen sich rückwärts umbiegen. Diejenigen von *O. muricata* bleiben trichterförmig, und der Bastard hält zwischen ihnen die Mitte. Seine Blumen sind viel größer als diejenigen der Mutter, meist etwas kleiner als die des Vaters, wechseln aber, auch in späteren Generationen, oft in auffallender Weise von fast *muricata*-Größe bis fast *biennis* ab. Diese Fluktuation ist eine individuelle, die eine Pflanze ist großblumig an allen Tagen und auf allen Zweigen, die andere aber stets kleinblumig oder mittelmäßig.

In beiden Eltern berühren die Antheren die Narben, öffnen sich einige Stunden oder länger vor dem Öffnen der Blüten und befruchten die Narben ganz oder teilweise in der noch geschlossenen Knospe. Um reine Samen zu erhalten, hülle ich die Rispen in Pergaminbeutel, welche ich nicht zu öffnen brauche, ehe die beabsichtigte Anzahl von Früchten befruchtet worden ist. Die Narben sind zylindrisch, bei *O. biennis* lang und dünn, bei *O. muricata* kurz und dick, beim Bastard ein wenig dicker als bei *O. biennis* und etwas höher zwischen den Antheren emporragend. Bei *O. muricata* stehen sie noch etwas höher.

Die Samenknospen sind von nahezu normaler Fertilität, denn sie werden von reinen Arten in normaler Weise und in gewöhnlicher Anzahl zur Samenbildung angeregt. Dagegen ist der Blütenstaub in hohem Grade in seiner Fertilität herabgesetzt, denn reine Arten werden von ihm nur mangelhaft befruchtet. Demzufolge ist die Samenbildung beim Bastard bei der Selbstbestäubung eine unvollständige, bisweilen halb normale, bisweilen aber viel geringere, nicht selten durchaus fehlende. In gut ausgebildeten reifen Früchten des Bastards zählte ich im Oktober 1910 die Samen und fand im Mittel etwa 100 pro Frucht, während bei den Eltern die doppelte Zahl die normale ist, und gar häufig überschritten wird.

Dementsprechend schwellen die Früchte des Bastardes nur unvollständig an. Sie sind oft knotig, an einzelnen Stellen geschwollen und an anderen geschrumpft. Dadurch ergeben sich die samenreifen Pflanzen oft sofort als Bastarde. Auch ist die Keimkraft der ausgebildeten Samen mehrfach eine ganz unzuverlässige, denn von einer anscheinend guten Probe gereinigter Samen keimt häufig nur ein geringer Prozentsatz, während die beiden Eltern reichlich keimende Samen haben.

Diese geringe Fertilität des Bastardes hat sich in meinen Kulturen im Laufe der Generationen durchaus unverändert erhalten. Die dritte und vierte Generation sind noch ebenso arm an Pollen und Samen wie es die erste war.

§ 5. *Oenothera biennis* × *muricata*
(Tafel X und XII)

Auch diese Kreuzung habe ich mehrere Male ausgeführt, aber gleichfalls nur in zwei Fällen durch weitere Generationen fortgesetzt. Diese Kreuzungen fanden 1903 und 1905 statt und lieferten zwei bezw. vier Generationen. Wie *O. muricata* × *biennis* bildet auch dieser Bastard eine konstante Rasse, welche sich weder in der ersten oder zweiten, noch auch in einer späteren Generation spaltet, sondern stets

aus einer sehr einförmigen Gruppe von Individuen besteht. Die Pflanzen gleichen der *O. muricata* weit mehr als der *O. biennis*, namentlich in den schmalen Blättern und den kleinen Blüten. Doch sind sie bei weitem nicht so stark wie der reziproke Bastard, viel weniger gut verholzt und somit weniger widerstandsfähig gegen die *Botrytis*-Fäulnis. Demzufolge ertragen sie das Umbinden der Pergaminbeutel schlecht und die künstlich befruchteten Exemplare sind dem Durchfaulen und Absterben an der Bindestelle, also gerade unterhalb der Fruchtrispe, nur zu sehr ausgesetzt. Aus diesem Grunde habe ich die Bestäubungen, wo immer möglich, in kleinen Käfigen von Metallgaze ausgeführt.

Für die Kreuzung 1903 benutzte ich ein zweijähriges Exemplar der zweiten Generation meiner damaligen Rasse von *O. biennis* uud den Blütenstaub meiner *O. muricata* aus der dritten Generation (Rasse von 1894, § 3 S. 38); die erhaltenen Samen säte ich teilweise in 1904, zum Teil aber in 1905 aus. Im erstgenannten Jahre erhielt ich 6 blühende Pflanzeu und etwa 30 Rosetten, welche bis in den Winter als solche am Leben blieben. Im Sommer 1905 hatte ich 30 Exemplare, welche sämtlich im ersten Jahre Steugel trieben und im Juli zu blühen anfingen. Von diesen haben dann 27 Pflanzeu üppig geblüht und Früchte gebildet. Die künstlich mit dem eigenen Pollen befruchteten Blumen gaben aber nur eine sehr geringe Erute (etwa 0,2 ccm pro Pflanze, d. h. auf etwa 10 Früchten). Aus den Samen von drei Samenträgern hatte ich 1907 die zweite Generation, welche 9 blühende Pflanzen und 19 Rosetten umfaßte. Vou den letzteren haben im nächsten Sommer noch 10 geblüht.

Damit wurde diese Rasse abgeschlossen. Sie bildete also:

O. biennis × *muricata*

Kreuzung 1903

		Anzahl d. Exemplare	Blühend
1. Generation	1904	36	6 (1)
1. „	1905	30	27 (1)
2. „	1907	28	9 (1)
2. „	1908	—	10 (2)
	Zusammen:	94	52

Alle diese Pflanzeu waren einförmig und entsprachen dem auf Tafel X und XII abgebildeten Typus.

Die zweite Kreuzung habe ich 1905 ausgeführt, uud zwar zwischen den damals als Rosetten in den Versuchsgarten übergepflanzteu Exemplaren. Ich erhielt pro Pflanze 7—10 ccm Samen, also nicht weniger als die *biennis* in derselben Anzahl von Früchten nach Selbstbestäubung gibt. Von diesen Samen säte ich einen Teil 1907, einen anderen 1908 aus. Im Frühliug 1907 keimten die Samen reichlich und vorzüglich; ich pflanzte aber von den 60 jungen Rosetten nur 6 aus, welche sämtlich in demselben Jahre geblüht haben. Anfang 1908 war die Keimung wiederum eine sehr kräftige, und habe ich 18 Pflanzen bis zur Blüte und 45 als Rosetten bis in den Juli erzogeu.

Aus deu Samen von 1907 kultivierte ich 1908 die zweite Geueration und zwar in zwei Gruppen, jede von einer Mutter. Vou dieseu haben 29 + 26 = 55 geblüht, während 80 weitere als Rosetten bis in den Juli kontrolliert wurden. Nach Selbstbestäubung gaben die Pflanzen 0,3—0,5 ccm Samen (pro Traube von 10—12 Früchten). Aus den Samen eines Fruchtträgers hatte ich 1909 die dritte Generation mit 13 blühenden Pflanzen und 40 jungen Rosetteu. Die vierte Generation umfaßte dann 1909 im ganzen 60 junge Pflanzen, von denen ich aber nur 10 auf das Beet brachte, da ja die Konstanz der Rasse jetzt ausreichend bewieseu war. Diese 10 haben sich dann reichlich verzweigt, bis in den November üppig geblüht und viele Früchte angesetzt. Sie dienten nameutlich zum Vergleich mit den später zu besprechendeu sesquireziproken und doppeltreziproken Bastarden.

Fassen wir jetzt die Kultur dieser zweiten Rasse zusammen, so finden wir:

Kreuzung 1905

	Anzahl d. Exemplare	Blühend
1. Generation 1907	60	6
1. „ 1908	60	18
2. „ 1908	135	55
3. „ 1909	53	13
4. „ 1910	60	10
Zusammen	368	102

Auch diese Pflanzen waren durchaus einförmig und von demselben Typus wie die vorher beschriebene Rasse.

Wie der reziproke Bastard ist auch dieser stark patroklin. Das lehren nicht nur die schmalen Blätter und die kleinen Blumen, sondern auch das Nutieren der jungen Sproßgipfel. Diese biegen sich stark seitwärts, oft sogar im geraden Winkel oder hakenförmig sich nach unten richtend. Es zeigt sich diese Erscheinung sowohl am Haupttrieb, wie unsere Tafel X es darstellt, als auch an den Seitenzweigen. Sie fängt schon frühzeitig, lange vor der Blüte an, erlischt aber am Ende der Blütezeit des betreffenden Sprosses ganz allmählich, und die Spitzen der nahezu reifen und reifen Rispen stehen gerade auf. Weder *O. biennis* noch *O. muricata* × *biennis* nutieren in dieser Weise; es ist ein Merkmal der *O. muricata*, das auf den patroklinen Bastard übertragen wird.



Fig. 13.
Oenothera biennis × *muricata*.
Zweite Generation, Sept. 1907[1])

Die Holzbildung in den Stengeln und Blattnerven ist eine unvollkommene; auch bleiben die parenchymatischen Gewebe und namentlich die Rinde weicher als bei den elterlichen Arten. Es zeigt sich dieses einerseits in der blasseren Farbe und größeren Saftigkeit, anderseits in dem geringeren Widerstande gegen Fäulnis. In diesen Hinsichten ist *O. muricata* × *biennis* ebenso kräftig wie die Eltern, *O. biennis* × *muricata* aber bei weitem nicht.

[1]) Aus einer kleinen, nur zu diesem Zwecke gemachten Nebenkultur.

Die fragliche Fäulnis wird durch den in Gärten und Gewächshäusern bei uns äußerst gemeinen Pilz *Botrytis cinerea (Sclerotinia Fuckeliana)* verursacht. Dieser lebt überall saprophytisch auf abgestorbenen Pflanzenteilen und vermehrt sich sehr rasch, namentlich bei warmem und feuchtem Wetter. Die abgeblühten Blüten der Oenotheren werden von ihr angegriffen, wenn sie noch auf dem Tragblatte ruhen, und von hier aus ergreift der Pilz das lebende Blatt und tötet gewöhnlich einen größeren Flecken. Blieb die Blüte beim Abfallen in der Blattachsel hängen, wie nicht gerade selten vorkommt, so wandert das Myzel von ihr aus direkt in den Fuß des Blattstieles und in die benachbarte Rinde des Stengels. Diese wird krank und stirbt ab, der Pilz aber dringt rasch in die angrenzenden Teile der Rinde, aber nur sehr langsam in das Holz hinein. Allmählich erstreckt sich die Fäulnis über einzelne oder mehrere Internodien. Es kann die Infektion aber auch von einer Wunde oder einem toten Blatte ausgehen, und oftmals gelingt es nicht, die äußere Ursache ausfindig zu machen. Die erkrankte Rinde wird mißfarbig, im Spätherbst oft schwarz und bedeckt sich in feuchter Luft reichlich mit den stark verzweigten Konidienträgern.

Fast nie sah ich noch wachsende Teile in dieser Weise ergriffen; meist tritt die Fäulnis wenige Internodien unterhalb der Blütentraube oder in deren unteren Teilen auf, also zwischen den bereits erwachsenen und heranreifenden Früchten. Werden auch diese angegriffen, so fängt die Wand zu faulen an und die Samen reifen nicht weiter. Oberhalb der faulenden Stelle geht das Reifen noch lange Zeit in anscheinend normaler Weise vor sich, was darauf hindeutet, daß die Wasserbewegung im Holze nicht sistiert wurde. Wird aber auch das Holz krank und mißfarbig, so fangen die Blätter oberhalb der Wundstelle zu welken an, und das Wachstum der Früchte und Samen hört auf. Ist dann der Sproß etwa nicht angebunden, so wird er meist vom Winde an der faulen Stelle abgebrochen oder doch hinabgeknickt.

In den Monaten Juli und August ist die Gefahr der Infektion eine große, doch wurde bisher auf jedem Beet dieses Bastardes — und der ebenso schwach ausgebildeten Mischlinge aus anderen Kreuzungen — immer nur ein geringer Teil der Individuen befallen. Eine sehr große Gefahr entsteht aber, wie bereits im Anfang des vorhergehenden Paragraphen bemerkt wurde, wenn die Sprosse behufs künstlicher Befruchtung in Pergaminbeutel gehüllt werden. Denn diese müssen unterhalb der Traube zugebunden werden, und dazu ist es erforderlich, einige Blätter mit ihren Achselzweigen oder Früchten zu entfernen. An solchen Stellen sind meine Samenträger nur zu häufig durchgefault, und oft habe ich in dieser Weise den besten Teil meiner Ernte verloren.

Diese schwache Verholzung hat der Bastard, soweit ersichtlich, nicht von seinen Eltern geerbt. Sie muß also einstweilen mit der erhöhten Sterilität des Pollens und der herabgesetzten Keimfähigkeit der Samen als eine direkte Folge der Inkongruenz der männlichen und weiblichen Erbschaften aufgefaßt werden.

Die ersten Blätter der Keimpflanzen sind schmal und denen der *O. muricata* ähnlich. Aber bereits im Juni treten die Unterschiede deutlich hervor, wenn die Rosetten etwa 12—15 Blätter tragen und diese eine Länge von 10—12 cm erreichen. Sie sind bei gleicher Breite viel länger, von weicherer Struktur aber aufgerichtet wie bei der genannten Art. Diejenigen von *O. biennis* und *O. muricata* × *biennis* sind dann fast doppelt so breit; ihre Scheibe ist schärfer vom Stiel abgesetzt. Bei *biennis* × *muricata* liegt die größte Breite des Blattes oberhalb der Mitte; demzufolge ist die Spitze breiter als bei *O. muricata.* Man kann die Blätter des Bastardes in diesem Stadium länglich spatelförmig, und diejenigen der *Muricata* länglich rautenförmig nennen. Die untere Hälfte ist beim Bastard weniger tief ausgerandet als bei der Art.

Am Stengel treten dieselben Unterschiede auf, doch in etwas geringerem Grade. Das untere Blatt der Infloreszenz ist nur wenig

breiter als bei der *Muricata*. Dafür fehlt dem Bastard aber die bläulich grüne Farbe der Art, und sind seine Blätter, dem Mittelnerven entlang, mehr oder weniger rinnig zusammengebogen, und am Rande weniger gezähnt. Die Farbe ist rein grün; Sprosse und Blätter sind meist sehr arm an Erythrophyll.

Die Blüten stehen in den Trauben etwas weniger gedrängt als bei *O. muricata*, doch öffnen sich auch beim Bastard an jedem Abend eine ziemlich große Anzahl. Sie sind ungefähr von derselben Größe wie bei der Art, nur ein wenig größer, haben aber ein dunkleres Gelb und einen viel stärkeren Duft nach Ananas. Bei der *O. muricata* ist dieser Geruch deutlich aber nur schwach ausgebildet, während *O. biennis* den gewöhnlichen Honiggeruch besitzt. Die Bastarde duften sehr angenehm, und würden sich aus diesem Grunde für weitere Kultur empfehlen, wenn sie unter unserm Klima nicht gar zu schwach wären. Ich habe auch *Oenothera biennis cruciata* mit *O. muricata* befruchtet und fand den Bastard in jeder Hinsicht der *O. biennis* × *muricata* gleich, namentlich auch in diesem herrlichen Dufte.

Die Kapseln sind auffallend dünner als bei *O. muricata*, weil sie nur unvollständig mit Samen erfüllt sind. Obgleich länger als beim reziproken Bastard, sind sie doch ärmer an Samen. Ich zählte im Mittel 70 Samen pro Frucht, gegen 90—100 beim anderen Bastard und etwa 200 bei *O. muricata*. Die unvollständige Ausbildung ist wohl zum größten Teil der hohen Sterilität des Pollens zuzuschreiben. Gruppenweise wachsen die Samen im Innern heran, und machen dann das Äußere der Frucht bucklig. Beim Öffnen der trockenen Frucht ergeben sich die Klappen als schwach und dünn, während sie sonst bei den Oenotheren gewöhnlich steif und hart sind. Nicht selten schlägt die Befruchtung gänzlich fehl, und fallen die Ovarien als kleine dünne trockene Stielchen ab. Selbstverständlich kommen auch alle Übergänge vor.

Aus dieser Beschreibung sowie aus den Tafeln und Figuren ersieht man, daß diese Bastarde in ihren Formen Mittelbildungen zwischen den beiden Arten sind. Dieses gilt aber auch vom reziproken Bastard, obgleich dessen Typus ein so ganz anderer ist.

§ 6. Die Unterschiede zwischen den beiden reziproken Bastarden

Tafel IX—XII

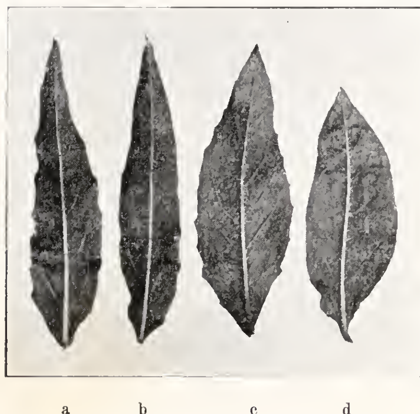
Wir wollen jetzt die in den beiden vorhergehenden Paragraphen gegebenen Beschreibungen kurz zusammenfassen, und an der Hand unserer Tafeln IX—XII näher beleuchten. Sie bilden die Grundlage für die Beurteilung der im dritten Kapitel zu behandelnden doppeltreziproken Bastarde dieser beiden Arten.

Die beiden reziproken Bastarde sind durchaus verschieden und zeigen die Merkmale ihrer Eltern in verschiedener Weise verbunden.

Der Gipfel des Stengels ist in *O. muricata* × *biennis* gerade, wie Tafel IX zeigt, ebenso wie in *O. biennis*. In *O. biennis* × *muricata* (Tafel X), sowie in *O. muricata* ist er seitlich gebogen. Diese Knickung findet in der Höhe der blühenden Blüten statt, und ist um so stärker, je jünger die Traube ist. Einige Zeit vor dem Abblühen streckt der Gipfel sich gerade.

Die Farbe des Laubes ist dunkel grasgrün in *O. biennis* und in *O. muricata* × *biennis* (Tafel IX), dagegen bläulich grün in *O. muricata* und *O. biennis* × *muricata*.

Die Stengel der beiden ersteren sind hart, steif und dunkelgrün. Während der Stengel von *O. muricata* etwas weicher ist, ist derjenige des Bastards *O. biennis* × *muricata* sehr weichlich und dadurch in feuchten Sommern stark dem lokalen Durchfaulen ausgesetzt. Hier ist seine Farbe, wie in *O. muricata* blaß und deutlich gelbgrün.



a b c d

Fig. 14

Untere Braktee der Infloreszenz von: a *O. muricata* L.; b *O. biennis* × *muricata*; c *O. muricata* × *biennis*; d *O. biennis* L.[1]).

Auch in den Blüten sieht man einen Unterschied in der Farbe, der in größeren Kulturen stark auffällt. Diejenigen von *O. muricata* × *biennis* (Tafel IX) sind schwefelgelb; diejenigen des reziproken Bastardes (Tafel X) aber hochgelb. Dementsprechend werden die Blüten beim Verblühen bei der letzteren Form fast bräunlich.

Kelche, Ovarien und junge Früchte sind bei *O. biennis* × *muricata* weich und abstehend behaart; bei *O. muricata* × *biennis* fast unbehaart.

Die Blätter des ersteren Bastardes (Tafel IX) sind breit und flach, mit weit abstehenden Seitennerven; diejenigen der reziproken Form (Tafel X) sind schmal und dem Mittelnerv entlang mehr oder weniger rinnig zusammengebogen, oder vielmehr mit den Rändern wellenartig auf- und abwärts gekrümmt. Ihre Seitennerven entspringen dem Hauptnerve unter kleineren Winkeln. In den auf den Tafeln abgebildeten Brakteen ist dieser Unterschied deutlich sichtbar, doch ist er in dem Laube der vegetativen Stengelteile weit schärfer ausgesprochen.

Die unreifen Früchte haben in beiden Bastarden nahezu dieselbe Länge, doch bleiben sie kleiner und dünner als bei den Eltern. Dieses deutet auf mangelhafte Befruchtung. Bei *O. biennis* × *muricata* sind sie dünn, fast stielrund, und an seitlich abstehenden oder abwärts ge-

[1]) Ende August 1910, von möglichst gleichaltrigen Pflanzen. Beide Bastarde sind deutlich patroklin.

bogenen Ästen zu geotropischen Krümmungen sehr geneigt. Beim reziproken Bastard (Tafel IX) entsprechen sie in der Form mehr denjenigen der *O. biennis*, bleiben aber kleiner und dünner sowie ärmer an Samen. Oft sind sie bucklig oder stellenweise gekrümmt (Tafel IX) infolge lokal mißlungener Samenbildung. Bei *O. muricata* × *biennis* stehen sie meist dicht gedrängt, zumal in den unteren Teilen der Traube; in dem abgebildeten Sproßgipfel (Tafel IX) fällt dieses weit weniger auf als sonst.

Im allgemeinen gleichen die beiden reziproken Bastarde also mehr ihrem Vater als ihrer Mutter.

Die auf den Tafeln abgebildeten Sprosse sind die Gipfel von Hauptstämmen, welche im September blühten, während die unteren Früchte derselben Trauben schon reife Samen führten. Sie gehörten der dritten *(O. muricata × biennis)* und vierten Generation an (Tafel X, *O. biennis* × *muricata)*.

Diese Bastarde waren in der ersten und den folgenden Generationen durchaus einförmig, ohne Spur von Spaltung; ihr Typus blieb dabei stets derselbe.

Zwischen den einjährigen Individuen beider Bastarde (Tafel X und X) kommen gelegentlich Pflanzen vor, welche erst im zweiten Jahre einen Stengel treiben, im ersten aber im Zustande von Rosetten von Wurzelblättern verharren.



a b

Fig. 15

Reife Fruchtstände von: a *O. muricata* × *biennis*; b *O. biennis* × *muricata*[1]).

Die beiden auf Taf. XI und XII abgebildeten Rosetten entstammen den nämlichen Kulturen wie die Blütentrauben auf Taf. IX und X und zeigen dieselben Unterschiede, welche die einjährigen Pflanzen in ihrer Jugend zur Schau tragen, aber in kräftigerer Ausbildung. Wie dort ist die Farbe des Laubes grasgrün in *O. muricata* × *biennis*, aber bläulichgrün in *O. biennis* × *muricata*.

Die auf Taf. XI dargestellte Rosette von *O. muricata* × *biennis* liegt dem Boden hart an, auch sind die jüngeren Blätter flach über die

[1]) Die Trauben von *O. muricata* × *biennis* (a) sind viel dichter, die Früchte etwas kleiner, von stärkerem Bau und dementsprechend sich weniger weit öffnend als diejenigen des reziproken Bastards (b). Nov. 1910. (Dritte bezw. vierte Generation.)

älteren ausgebreitet. Die einzelnen Blätter sind schmal, mit deutlichen weißen Hauptnerven und in weitem Winkel abstehenden Seitennerven. Ihre Ränder sind flach oder etwas nach unten umgebogen, meist undeutlich gezähnt.

O. biennis × *muricata* hat längere und schmälere Blätter, welche namentlich an der Spitze und auch an der Basis mehr allmählich verschmälert sind. Die hellen, weißen, sehr auffallenden Hauptnerven



Fig. 16
Oenothera biennis L. Junge Pflanze, lange vor dem Emporschießen des Stengels.

bilden am Fuß fast einen Blattstiel und sind viel breiter als bei dem reziproken Bastard. Die ganze Rosette hat einen lockeren Bau. Die Blätter sind oft dem Boden angedrückt, oft aber auch rückwärts umgebogen, namentlich an ihrer Spitze. Die Seitennerven bilden einen kleineren Winkel mit dem Hauptnerven und biegen sich nur allmählich aufwärts. Die Blätter zeigen hier und dort braune Fleckchen und werden beim Abwelken, namentlich an der Unterseite, rötlich, ebenso

wie die älteren Teile der Stengel und der Äste, zumal in der Nähe der Blattinsertionen oft rötlich angelaufen sind. Im reziproken Bastard fehlt diese rote Farbe nahezu völlig.

Im Herzen sind die Rosetten von *O. muricata* × *biennis* dichter gefüllt, mit schmäleren Blättchen, während diejenigen von *O. biennis* × *muricata* breitere, teilweise fast dreieckige Blättchen zeigen, welche lockerer aneinander gefügt sind.

O. muricata × *biennis* zeigt in meinen Kulturen sehr häufig verbänderte Stengel. Den Anfang einer solchen Verbreiterung zeigt das Herz der Rosette auf Taf. XI.

§ 7. Amerikanische Arten von *Oenothera* (Tafel VI und VIII)



Fig. 17
Oenothera muricata L.
Junge Pflanze, im gleichen Alter wie Fig. 16[1])

Wie schon im Anfang dieses Abschnittes bemerkt wurde, habe ich außer den beiden europäischen Arten *O. biennis* und *O. muricata* noch eine Reihe weiterer Formen zu meinen Kreuzungsversuchen benutzt. Einige von ihnen habe ich im Sommer 1904 selbst in Amerika gesammelt, von den übrigen wurden die Samen von andern für mich den wilden Standörtern entnommen. Ich werde die einzelnen Formen jetzt kurz beschreiben und dabei jedesmal die Herkunft meiner Rasse angeben.

Sie gehören sämtlich der Gruppe *Onagra* an, welche von einigen Autoren als Untergattung, von anderen als Gattung aufgefaßt wird. Kreuzungen mit Arten aus anderen Gruppen habe ich zwar mehrfach versucht, dabei aber stets nur sterile Bastarde erhalten, welche Mittelbildungen zwischen ihren Eltern darstellten. So z. B. *O. odorata* × *O. biennis*, *O. odorata* × *O. muricata*, *O. Sellowii* × *O. muricata*. Die reziproken Bastarde von *O. Sellowii* und *O. Lamarckiana* waren einander gleich, diejenigen von *O. Sellowii* und *O. biennis* aber nicht, offenbar wegen der Heterogamie dieser letzteren Art. Ein ganz prachtvoller, bis 2 m hoher, aber ebenfalls steriler Bastard ist *O muricata*

[1]) Diese beiden Figuren sollen eine Vorstellung geben von der Größe der Unterschiede in demjenigen Stadium, in welchem die Bastarde dieser beiden Arten zuerst ausgezählt werden können.

× *O. rhombipetala*[1]). Diese letztere Art[2]) sammelte ich unweit Minneapolis und bei Millers station in Indiana. Außerdem habe ich eine ganze Reihe von Oenotheren aus verschiedenen Teilen Nordamerikas in Kultur genommen, so z. B. die großblütigen Formen aus Alabama und Mexiko, die *O. Oakesiana*[3]) aus dem Staate New York, die in Frankreich jetzt wild wachsende und ziemlich verbreitete *O. suaveolens*[4]) u. v. a. Ferner habe ich während einiger Jahre und namentlich 1899, nahezu alle von botanischen Gärten zum Tausch angebotenen Samenarten aus dieser und den verwandten Gattungen ausgesät und kultiviert, dabei aber nur in seltenen Fällen reine Typen erhalten. Nebeneinander wachsend sind diese Pflanzen stets nur zu sehr den Kreuzungen durch Hummeln und anderen Insekten ausgesetzt.



Fig. 18.
Oenothera biennis Chicago, aus am Ufer des Missouri-Flusses in Missouri Sept. 1904 von mir gesammelten Samen, Kult. 1905.

Die für meine Versuche benutzten Formen sind die folgenden:

O. biennis Chicago[5]) (Taf. VI). Die von den Amerikanern als *Oenothera* oder *Onagra biennis* bezeichnete Art ist eine Sammelart, welche die *O. biennis* L. und die *O. muricata* L. mit ihren zahlreichen Unterarten umfaßt[6]). Die meisten dieser Formen wachsen in Missouri, Kansas und den angrenzenden Staaten (vergl. S. 34 und 37) und nur eine unter ihnen scheint von dort bis zum Atlantischen Ozean in weiter Verbreitung vorzukommen.

---

1) *O. Sellowii* erzog ich aus Samen von Vilmorin-Andrieux & Cie., *O. odorata* aus Samen des hiesigen botanischen Gartens, *O. rhombipetala* aus von mir bei Minneapolis im Freien gesammelten Samen. Diese drei Arten gehören der Gruppe *Eu-Oenothera* an.

2) Britton and Brown, Illustrated Flora of the United States, Vol. II S. 487.

3) Ibid. S. 486.

4) Für die Systematik vergl. namentlich Watson, *Proceedings Am. Acad. of Arts and Science*, Vol. VIII, 1868—1873.

5) On triple Hybrids, Botanical Gazette, T. 47, Jan. 1909.

6) Britton and Brown a. a. O., S. 486.



Fig. 19

Oenothera Cockerelli, aus Samen von Boulder in Colorado im Versuchsgarten zu Amsterdam kultiviert, Sept. 1905[1]).

[1]) Vergl. auch Fig. 46 und 47.

Sie bildet für die meisten amerikanischen Botaniker den eigentlichen Typus der Art. Die von mir zu meinen Kreuzungen benutzte Form gehört nach ihren äußeren Merkmalen wohl diesem Typus an[1]).

Die Samen sammelte ich 1904 bei Chicago, unweit vom Jackson Park. Die Form ist viel kräftiger als die *O. biennis* L. und erreicht oft eine Höhe von 2 m und mehr; auch ist sie in den Kulturen fast stets einjährig. Die Blätter sind breiter und dunkelgrün, das Laub viel dichter. Die Blüten sind kleiner, bisweilen zur Größe der *O. muricata* hinabgehend, hochgelb. Die Narben sind dicht von den Antheren umschlossen; diese letzteren öffnen sich schon früh in den Knospen und erschweren dadurch das Kastrieren sehr. Die Früchte sind groß, von der gewöhnlichen Form und die Samen keimen leicht. Ich habe die Pflanze durch mehrere Generationen kultiviert. Der von mir gewählte Name soll nur ein vorläufiger sein; die zahlreichen verwandten Formen harren ja noch stets einer eingehenden systematischen Bearbeitung.



Fig. 20

Oenothera Cockerelli, junger Stengel von oben gesehen, um die gebogenen Blattspitzen zu zeigen, Anfang Juli 1912.

---

[1]) Über ihre Verbreitung vergl. S. 34.

Oenothera Hookeri[1]) (Taf. VIII). Diese großblütige, sehr schöne Art wächst in Arizona, Texas und Kalifornien. Ich beobachtete sie in dem letzteren Staate an mehreren Stellen, namentlich im Süden unweit Riverside und im Norden unweit Berkeley. Dem letzteren Fundorte entnahm ich die Samen (1904), mit denen ich 1905 meine Kulturen anfing, und von denen sämtliche zu meinen Kreuzungen benutzte Pflanzen abstammen. Die Art zeichnet sich durch lange und sehr schmale Blätter



Fig. 21
Oenothera strigosa Ryd. Junge Rosette von Wurzelblättern, Ende Juli 1911 (4. Generation meiner Kultur)[2]).

aus, ihr Stengel, sowie die Nerven der Blätter, die Kelche usw. sind rot angelaufen, oft dunkelrotbraun, die Narben überragen die Antheren und die Blumenblätter sind am oberen Rande tief herzförmig einge-

[1]) *Oen. Hookeri* T. u. G. = *Onagra Hookeri* Small = *O. biennis hirsutissima* Gray. Bot. Calif.

[2]) Die Wurzelblätter dieser Art sind flach aneinander und an den Boden angedrückt, wie die Figur es zeigt.

schnitten, am unteren aber derart verschmälert, daß sie Lücken zwischen einander offen lassen. Die Farbe ist eine blasser gelbe als bei *O. Lamarckiana*, die Früchte sind dünner und länger.

Oenothera Cockerelli Bartlett[1]). Samen dieser bis jetzt unbeschriebenen Art erhielt ich unter dem Namen *O. strigosa* von Herrn T. D. A. COCKERELL in Boulder, Kolorado[2]). Sie waren von ihm im Febr. 1905 in der Nähe dieser Stadt eingesammelt, und lieferten noch in demselben Sommer in meinem Versuchsgarten blühende Pflanzen, aus deren Samen ich seither mehrere Generationen gezogen habe. Die Rasse ist sehr einförmig und scharf von allen anderen unterschieden. Ihre Blüten sind sehr klein, etwa von der Größe der *O. muricata*, die Antheren liegen dicht dem Stempel an und öffnen sich 1—2 und oft mehrere Tage vor dem Öffnen der Blüten. Diese müssen also in einem frühen, sehr empfindlichen Stadium kastriert werden, was die Operation oft sehr erschwert. Die Ähren sind lang und ziemlich locker, das Laub bläulichgrün, die Blätter der Länge nach mehr oder weniger zusammengefaltet und am Gipfel seitlich abgebogen. In Folge dieser merkwürdigen Umbiegung zeigen die wachsenden Triebe, wenn man sie von oben betrachtet, die Form eines Rades, dessen Spindeln alle oder doch nahezu alle nach einer Seite gerichtet sind. Dieses Merkmal findet man, wenn auch in geringerem Grade ausgebildet, in allen ihren Bastarden wieder und es stellt hier ein bequemes Mittel zur Erkennung dar. Die Art, sowie viele ihrer Bastarde, sind in hohem Grade zur Bildung zweijähriger Individuen geneigt.

Oenothera strigosa Rydberg[3]). Als ich im Sommer 1904 den Yellowstone Park besuchte, fand ich dort nur eine Art von *Oenothera*, diese aber an mehreren Stellen, so z. B. am Ufer des Baches im Lower Geyser Basin und in der Nähe von Mammoth Hot Springs. Auf letzterem Fundort fand ich sowohl blühende Pflanzen als vertrocknete Stengel mit den reifen Samen des vorigen Jahres. Die aus ihnen gewonnenen Pflanzen waren sämtlich zweijährig und blüten erst 1906. Auch die späteren Generationen waren meist zweijährig und dann sehr

---

[1]) H. H. BARTLETT in litt. Die Beschreibung dieser Art wird später von Herrn BARTLETT veröffentlicht werden.

[2]) Diese Art steht in manchen Beziehungen zwischen *O. muricata* L. und *O. strigosa* Rydb., ist aber mit letzterer derart verwandt, daß sie als eine Varietät aufgefaßt werden könnte: *O. strigosa Cockerelli*. Für diejenigen Autoren, welche die Gruppe *Onagra* als Gattung auffassen, wären die Namen *Onagra Cockerelli* und *Onagra strigosa Cockerelli*. In Abwartung der systematischen Behandlung werde ich sie in diesem Buche *O. Cockerelli* nennen.

[3]) *Oenothera strigosa*, Dr. PER AXEL RYDBERG, Flora of Montana and the Yellowstone National Park 1900, S. 278. — Meine Pflanzen habe ich im Herbar der Universität von Minnesota in Minneapolis nach der Anweisung des Direktors Herrn FREEMAN mit den Originalexemplaren verglichen und identifiziert. Im Oktober 1911 untersuchte Prof. N. L. BRITTON, Direktor des Botanischen Gartens in Bronx Park, New York, auf meine Bitte getrocknete Teile meiner Kultur und fand sie gleichfalls mit der *O. strigosa Rydb.* identisch.

kräftig, über 2 m hoch, während einjährige Pflanzen für die Kreuzungsversuche meist zu schwach waren. Ich habe diese Art nur für einige wenige Versuche benutzt (vergl. Abschn. III, Kap. II, über Zwillingsbastarde). Die Pflanzen sind in vielen Hinsichten der *O. Cockerelli* ähnlich, aber dunkelgrün und mehrfach rot angelaufen, ohne die seitliche Biegung der Blattspitzen. Ihre Rosetten sind sehr flach und fast



Fig. 22
Links *Oenothera Millersi*, rechts *Oen. muricata* bei gleicher Kultur und in demselben Alter. Ende Juli 1911[1].

ganz dem Boden angedrückt; ihre Früchte lang und mit vielen aber kleinen Samen[2]).

[1]) Beide Formen im Freien auf dem Beete ausgesät, und dementsprechend nicht sehr kräftig ausgebildet. *O. Millersi* hat etwas breitere Blätter und Brakteen und blüht unten in der Traube, während bei *O. muricata* die blühenden Blumen fast ebenso hoch reichen wie die Spitze der ganzen Rispe. Dieser Unterschied bleibt auch später erhalten.

[2]) In meinem Aufsatz On Triple hybrids sind beide Formen vorläufig als *O. strigosa* zusammengefaßt. Die dort erwähnten Versuche sind mit *O. Cockerelli* gemacht worden.

Oenothera cruciata Nutt.[1]). Wildwachsend in den Staaten Vermont, New York und Massachusetts. Ich erhielt Samen von Jaffrey in New Hampshire durch Herrn B. L. ROBINSON (1902) und vom Lake George, N. Y. durch Dr. D. T. MACDOUGAL[2]). Es keimten daraus drei verschiedene Unterarten, eine mit sehr dünnen Blütenknospen von Jaffrey, eine mit mitteldicken und eine mit dickeren Knospen vom Lake George.



Fig. 23
Links *Oenothera Cockerelli* × *Hookeri*. Rechts *Oenothera Hookeri* × *Cockerelli*.

Nur von der letzteren habe ich dann, um eine möglichst reine Rasse zu haben, weiter kultiviert; die Form erhielt sich in mehreren Generationen durchaus einförmig und konstant. Sie hat kleine linearische Petalen, sehr dichte und meist kurze Trauben, sehr schmale Blätter und ist in nahezu allen Teilen dunkel rotbraun. Die Stämme verzweigen sich unterhalb der Endtraube reichlich und diese Seitenähren eignen

---

[1]) BRITTON and BROWN l. c., S. 485, Fig. 2578.
[2]) D. T. MACDOUGAL, Mutants and hybrids of the Oenotheras.

sich zu den Bestäubungsversuchen recht gut. Die Früchte sind kurz wie bei *O. biennis* L. Die jungen Stengel nutieren stark wie diejenigen der *O. muricata*.

Oenothera Millersi. Unter diesem vorläufigen Namen werde ich eine Form anführen, welche ich bei Millers-station in Indiana, am Ufer des Michigan Sees sammelte, und mit der ich einige wenige Kreuzungen gemacht habe (vergl. III, Zwillingbastarde). Sie ist in manchen Hinsichten eine Mittelform zwischen *O. muricata* und *O. cruciata*, und wichtig, weil ihr Pollen sich auf der Narbe der *O. Lamarckiana* in derselben Weise verhält wie diese (vergl. III, 4). Ihre Blätter sind bläulichgrün, aber dunkler als bei *O. muricata*, auch breiter; namentlich sind die Brakteen mit breitem Grunde sitzend. Die Trauben sind lang und locker, die Blütenknospen sehr dünn, auf kurzen Röhren sitzend, sehr schwer zu kastrieren. Die Früchte sind groß, und zeichnen sich durch eine eigentümliche Anschwellung am Fuße, an der dem Blatte zugewandten Seite, aus.

§ 8. Isogame Bastarde

Es geschieht nur des Gegensatzes halber, wenn ich hier einige Fälle isogamer Bastarde unter den Oenotheren besonders hervorhebe. Es sind diejenigen Verbindungen, deren reziproke Mischlinge einander gleich oder doch nahezu gleich sind. Sie folgen somit der allgemeinen Regel. Die betreffenden Arten verhalten sich selbstverständlich auch gegenüber der *O. Lamarckiana*, welche selbst isogam ist, als solche, und spalten diese also sowohl männlich wie weiblich. Aus diesem Grunde ist es wichtig, ihr Benehmen zu kennen, wenn sie miteinander gekreuzt werden. Es handelt sich um die drei im vorigen Paragraph beschriebenen Arten *O. Hookeri*, *O. Cockerelli* und *O. strigosa*.

Oenothera Cockerelli × *Hookeri* und *O. Hookeri* × *Cockerelli*. Kreuzungen in 1910. Beide Bastarde sind einander durchaus ähnlich, mit Ausnahme der Blätter, welche in dem erstgenannten in meiner Kultur etwas schmaler waren, was aber auch eine Folge weniger kräftigen Wachstums sein kann. Dieser Unterschied war in den jungen Pflanzen beim Auspflanzen auf das Beet sichtbar, verschwand aber völlig, als die Rosetten heranwuchsen, um aber am emporschießenden Stengel wieder aufzutreten. Die breiteren Blätter waren entsprechend schwächer behaart als die schmalen. Übrigens waren die Merkmale während der ganzen Entwickelung dieselben und hielten ziemlich genau die Mitte zwischen den beiden Eltern. Blätter weniger lang als bei *Hookeri*, ihre Spitzen weniger seitlich gebogen als bei *O. Cockerelli*. Farbe weniger rot als bei ersterer und weniger bläulich als bei letzterer Art. Blüten von mittlerer Größe, sich selbst bestäubend; die Früchte lang wie bei beiden Eltern, inbezug auf die Dicke die Mitte haltend. In den kräftigsten Individuen war die Übereinstimmung zwischen den beiden Gruppen am größten.

Oenothera strigosa × *Hookeri* und *O. Hookeri* × *strigosa*, Kreuzung 1910. Auch hier war im Sommer 1911 eine geringe Differenz zwischen den beiden Beeten sichtbar. Der erstgenannte Bastard war mehr rot angelaufen und hatte flachere, dem Boden etwas mehr angedrückte Rosetten, doch waren die Unterschiede nur geringe. Beide Bastarde blieben unter dem Einflusse der *O. strigosa* zu einem guten Teile Rosetten; die übrigen Exemplare blühten unter demselben Einflusse mit ziemlich kleinen, sich selbst bestäubenden Blüten. Die Blätter waren schmal, die Früchte lang wie bei den beiden elterlichen Arten.

Oenothera strigosa × *Cockerelli* und *O. Cockerelli* × *strigosa*, Kreuzung 1910. Beide Bastarde halten die Mitte zwischen den Eltern, doch mit einem geringen Vorwiegen der mütterlichen Merkmale, namentlich in der Farbe des Laubes (rötlichgrün beim ersteren; rein grün beim letzteren Bastard). Dieser geringe Unterschied war in der ersten Jugend am deutlichsten, verschwand dann allmählich beim Heranwachsen der Rosetten und fehlte den Stengeln und den blühenden Pflanzen. Diese glichen der *O. Cockerelli* weit mehr als dem andern Elter; sie hatten deren bläulichgrüne Farbe, ihre an der Spitze gebogenen Blätter, die dickeren Früchte und die besser gefüllten Trauben.

Konstanz in der zweiten Generation. Von den sechs beschriebenen Bastarden habe ich je ein Exemplar sich rein befruchten lassen und die Samen ausgesät. Ich erzog für jede Mutter 60—70 Kinder bis Mitte Juni 1912. Es ergab sich, daß jede Kultur für sich einförmig und den Nachkommen der reziproken Kreuzung gleich war. Auch wiederholten sie jede den Typus der entsprechenden ersten Generation des Jahres 1911. Spaltungen oder abweichende Individuen kamen nicht vor.

Die Bastarde dieser isogamen Arten sind somit nicht nur intermediär und ihren reziproken Verbindungen im wesentlichen gleich, sondern auch konstant. Sie verhalten sich somit wie gewöhnliche Art-Bastarde.

Am Schlusse möchte ich hervorheben, daß die isogamen Arten selbstverständlich nur unter sich reziprok gleiche Bastarde geben; mit den heterogamen Arten gekreuzt, können die beiden Bastardtypen einander offenbar ungleich sein. Ferner ist die Isogamie, wie wir gesehen haben, keineswegs eine absolute; untergeordnete Merkmale können noch beiderseits verschieden sein. Dieses wird sich später namentlich bei den Bastarden zwischen *O. Lamarckiana* und *O. Hookeri* zeigen, denn diese sind alle grün, falls letztere Art die Mutter ist, aber zu einem oft großen Teile mehr oder weniger gelblich und schwach, wenn *O. Hookeri* als Vater in die Verbindung eintrat.

Kapitel II
Heterogame Vererbung

§ 1. Die Gamolyse, ihr Zweck und ihre Methode

In dem vorhergehenden Kapitel haben wir gesehen, daß die Bastarde von *Oenothera biennis* und *O. muricata* andere sind, je nachdem man die betreffende Art als Vater oder als Mutter in die Kreuzung eintreten läßt. Es rührt dieses daher, daß die im Blütenstaub vererbten Eigenschaften im Bastard nicht auf die weiblichen Sexualorgane übergehen, sondern nur wieder in seinem Pollen vererbt werden. Dasselbe gilt von den in den Eizellen latent vermittelten erblichen Eigenschaften.

Es gibt somit hier eine Gruppe von Merkmalen, welche stets nur im Pollen, und eine andere Gruppe, welche immerfort nur mittels der Eizellen auf die Nachkommen übermittelt werden. Dieser Satz ist ein reiner Erfahrungssatz und steht ganz unabhängig von der theoretischen Erklärung des inneren Vorganges da.

Jetzt tritt aber an uns die Frage heran, inwiefern es möglich ist, ein Bild von diesen beiden vikariierenden Gruppen von erblichen Eigenschaften zu entwerfen, oder mit anderen Worten, welche Merkmale sind es, die im Pollen vererbt werden, und welche werden in den Eizellen übertragen?

Offenbar sind hier verschiedene Möglichkeiten zu berücksichtigen. Zusammen bedingen die beiden fraglichen Gruppen das Bild der Art. Aber in welcher Weise wirken sie zusammen? Umfaßt die eine alle zur Entfaltung der Artmerkmale erforderlichen Potenzen, und die andere nur einen größeren oder kleineren Teil davon? Oder besitzen beide unerläßliche Einheiten, und entsteht die Art nur durch deren Addition? Es leuchtet ein, daß hier von vornherein zahlreiche Stufen zwischen den beiden Extremen möglich sind, und daß man erwarten darf, daß in dieser Hinsicht verschiedene Arten sich in verschiedener Weise verhalten werden. M. a. W., die Verteilung der latenten Artmerkmale über Pollen und Eizellen braucht bei *O. biennis* keineswegs dieselbe zu sein wie bei *O. muricata*.

Überdies ist noch auf eine andere Möglichkeit aufmerksam zu machen. Es ließe sich denken, daß z. B. in der männlichen Linie das ganze Bild der Art vererbt würde, und daß dieses über die weiblichen latenten Eigenschaften völlig dominiere. Diese letzteren würden dann am Bilde der Spezies keinen Anteil nehmen, dafür würden sie aber in den Bastarden, in denen die Art als Mutter benutzt wurde, mit Ausschluß der eigentlichen Artmerkmale zur Geltung kommen. Oder m. a. W., die Pollenbastarde von *O. biennis* würden aussehen wie *biennis*-Bastarde; die Eizellen-Bastarde derselben Pflanze würden sich verhalten wie Abkömmlinge einer ganz anderen uns unbekannten Form. Und auch in dieser Hinsicht wären in verschiedenen Fällen verschiedene Stufen möglich.

Sollte diese Vorstellung zutreffen, so bliebe das völlig latente Bild der in der einen sexuellen Linie vererbten Eigenschaften zu ermitteln. Es kann dieses offenbar nur durch Kreuzungen mit weiteren Arten versucht werden, und wird nur dann zum Ziel führen, falls es gelingt, verwandte Arten ausfindig zu machen, über deren Eigenschaften das fragliche unbekannte Bild dominieren wird. Das Bild des neuen Bastardes wird dann von den fraglichen, sonst latenten Eigenschaften beherrscht.

In der Ausführung der Versuche wird die Möglichkeit eines Beweises davon abhängen, ob in verschiedenen Kreuzungen das nämliche Bild auftreten wird. Man wird dann von den Eigenschaften des jemals gewählten anderen Elters in hinreichender Weise unabhängig, kann diese bezw. in genügendem Grade ausschalten. Man bekommt für einige Bastarde aus verschiedenen Eltern denselben oder doch nahezu denselben Charakter. Daneben mag es dann Kreuzungen mit abweichenden Ergebnissen geben, doch wird dann die Annahme gestattet sein, daß ein weniger vollständiges Dominieren vorliegt.

Dieses Verfahren, um durch Kreuzungen mit beliebigen anderen Arten das Pollenbild von dem Eizellenbild einer heterogamen Pflanze zu trennen und getrennt zur Darstellung zu bringen, nenne ich die Gamolyse der betreffenden Art. Wie wir sehen werden, eignet sich dazu die *O. biennis* in vorzüglicher, die *O. muricata* bis jetzt aber nur in unvollständiger Weise.

Ich werde daher mit der erstgenannten Spezies anfangen und schließe hier vorgreifend das Ergebnis meiner Versuche an. Die sichtbaren Merkmale der *O. biennis* werden (alle oder doch nahezu alle) in ihrem Blütenstaub vererbt. Die Pollenbastarde dieser Art gleichen ihr in einer großen Reihe von Fällen in sehr hohem Grade. Dagegen vermitteln die Eizellen von *O. biennis* ein ganz anderes Bild, von welchem in dieser Art selbst kaum eine Spur zu entdecken ist, welches aber in manchen Bastarden gleichsinnig und ziemlich rein zutage tritt.

Am Schlusse dieses Paragraphen möchte ich hervorheben, daß Giglio-Tos, von ganz anderen Voraussetzungen ausgehend, aus dem Prinzipe der Heterogamie auf theoretischem Wege Gesetze abgeleitet hat, von denen mehrere genau mit den von mir experimentell gefundenen übereinstimmen[1]). Er schließt auf die Konstanz der Bastarde in den aufeinander folgenden Generationen, auf die Ausschaltung des zentralen Bastardes aus doppeltreziproken Verbindungen, sowie auf die Folgen von sesquireziproken und iterativen Kreuzungen[2]). Man vergleiche hier-

[1]) Ermanno Giglio-Tos. L'eredita et le leggi razionali dell' ibridismo, *Biologica* Vol. II, Nr. 10, 1908. — Derselbe: Les problèmes de la vie, Cagliari 1910, IV. Partie, p. 56—90, und Les dernières expériences du Prof. de Vries et l'éclatante confirmation de mes lois rationnelles de l'hybridisme, *Biol. Centralbl.* Bot. XXXI, Nr. 14, S. 417—425, 1911.

[2]) Les problèmes de la vie, S. 88. Die Gesetze II, III, IV, XII, XIII u. XIV.

über das nächste Kapitel dieses Abschnittes[1]. Sein Prinzip ist: *Dans chaque espèce, en effet, les gamètes peuvent différer entre eux par les caractères individuels de leur bioplasma, mais ils se ressemblent au contraire par les caractères spécifiques.* Die Methode der Gamolyse geht genau von der entgegengesetzten Voraussetzung aus. Nach GIGLIO-TOS[2]) müßten diese Gesetze allgemeine Gültigkeit haben[3]), aber nach meiner Ansicht sind sie auf die heterogamen Arten beschränkt[4]). Die isogamen aber, deren Gameten *se ressemblent par les caractères spécifiques*, zeigen die betreffenden Erscheinungen nicht, unter ihnen nenne ich vor allem die *Oenothera Lamarckiana.*

Meine Auffassung stützt sich auf meine intrazellulare Pangenesis, d. h. auf die Annahme der Existenz voneinander unabhängiger stofflicher Träger der einzelnen Erbschaften. Die von GIGLIO-TOS wiederholt hervorgehobene *„impureté des gamètes"* ist nach meiner Ansicht einfach dadurch zu erklären, daß gleichzeitig neben vorherrschenden heterogamen Eigenschaften auch weniger auffallende isogame vorkommen, wie man solche bei den Oenotheren z. B. in der Größe der Petalen findet.

Übrigens wiederhole ich, daß auf dem beschränkten Gebiete der Heterogamie die Übereinstimmung der von mir experimentell ermittelten Gesetze mit den von GIGLIO-TOS theoretisch abgeleiteten eine sehr vollständige ist.

§ 2. Das Pollenbild von *Oenothera biennis.*

Fassen wir die Auseinandersetzungen des vorigen Paragraphen kurz zusammen, so können wir sagen, daß die Artmerkmale von *Oen. biennis* aus zwei Bildern zusammengesetzt werden. Man kann diese die gamolytischen Typen nennen. Das eine wird im Laufe der Generationen stets nur im Pollen auf die Nachkommen übermittelt; es ist dieses somit das latente Pollenbild oder kurzweg das Pollenbild der Art. Das andere wird mittels der Eizellen überliefert, und stellt somit das in diesen latente Bild oder das Eizellenbild der Art dar. Bei der Selbstbefruchtung treten sie in ähnlicher Weise in Wechselwirkung wie die Merkmale der beiden Eltern nach einer Kreuzung sich in einem Bastard verbinden. Doch werden sie später, bei der Bildung der Sexualzellen, in ganz anderer Weise voneinander getrennt.

Für die Bastarde von *O. biennis* mit anderen Arten kommt nun offenbar jedesmal nur einer dieser Typen in Betracht. Der andere hat auf den Bastard gar keinen Einfluß, weder auf seine sichtbaren noch auf seine latenten Eigenschaften. Man kann also zwischen Pollen-

[1]) Vergl. auch Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis L.* und *O. muricata L. Biol. Centralbl.*, Bd. XXXI, Nr. 4, S. 97—104, 1911.

[2]) Les problèmes de la vie, S. 62—63.

[3]) Deshalb nennt er sie *„leggi razionali"*.

[4]) Beziehungsweise auf die heterogamen Eigenschaften.

bastarden und Eizellenbastarden von *O. biennis* unterscheiden. Die ersteren haben die Art zum Vater, die andere aber zur Mutter. Sie werden in den Beschreibungen als reziproke angedeutet, sind aber theoretisch Bastarde von verschiedenen Elternbildern, und unter sich aus diesem Grunde ungleich.

Mit wenigen Ausnahmen sind die Bastarde in der Gattung *Oenothera* Mittelbildungen zwischen ihren Eltern. Allerdings überwiegt der eine oft mehr als der andere, oder ist dem wenigstens scheinbar so, da wir ja noch nicht imstande sind zu entscheiden, wie das Bild bei völligem Mangel an einseitigem Übergewicht aussehen müßte. Aus dieser Regel dürfen wir die Erwartung ableiten, daß auch die Pollenbastarde von *O. biennis* einander nicht gleich sein werden, sondern daß jeder, in geringerem oder höherem Grade, auch den Einfluß des anderen Elters verraten wird.

Ich habe Pollenbastarde von *O. biennis* mit einer Reihe von verwandten Arten hergestellt und erhielt in so vielen Fällen einen nahezu gleichen Typus, daß es mir unzweifelhaft scheint, daß dieser in seinen wesentlichen Zügen dem Pollenbilde unserer Art entspricht. Umsomehr, als dieser Typus so durchaus die sichtbaren Merkmale der *O. biennis* selbst wiederholt, daß man ihn geradezu als *biennis*-Typus bezeichnen darf. Nur überwiegt ganz gewöhnlich die rötlichbraune Farbe des Laubes, falls diese in dem anderen Elter klar ausgesprochen ist.

Nach dieser Einleitung komme ich zur Beschreibung der einzelnen Versuche.

Oenothera biennis Chicago × *O. biennis*. Wie bereits im vorigen Kapitel erwähnt wurde, ist die in Nordamerika am weitesten verbreitete Form von *O. biennis* eine ganz andere Pflanze als die europäische Unterart, auf welche LINNÉ seine Beschreibung gegründet hat[1]). Sie wächst viel höher als die europäische Form, erreicht sowohl in Amerika im Freien als auch in meinen Kulturen weit über zwei Meter, ist reichlich verzweigt und hat ein dunkleres Laub. Ihre Blüten sind kleiner als bei *O. biennis L.* und hochgelb, von tieferer Nüance. Ihre Brakteen sind breiter und mit breiterem Grunde sitzend, die Blütenrispen daher viel dichter beblättert, und dasselbe gilt von den Fruchtständen.

Die Kreuzung habe ich 1905 ausgeführt und die Bastarde in den Jahren 1907 bis 1910 in vier aufeinander folgenden Generationen kultiviert. Die ganze Rasse war einförmig, ohne Spur von Spaltung. In jeder Generation erzog ich 60—80 Pflanzen; davon die Hälfte bis in den Juli und die andere Hälfte bis zur Blüte und Fruchtbildung. Der Typus war stets eine deutliche Zwischenform zwischen den beiden Eltern, und zeigte das dunkle Laub der Mutterart mit der Statur und der Blattform der *O. biennis* verbunden. Die Pflanzen waren meist schwach, erreichten nicht 1 m an Höhe und hatten schwache gedrungene Blütentrauben mit kleinen Brakteen. Die Blüten waren etwas kleiner als bei *O. biennis;* die künstliche Befruchtung war viel schwieriger als bei dieser, und der Samenansatz meist verhältnismäßig gering.

Die ganze Tracht war also die von *O. biennis*, aber mit dunkelgrünem Laube und in allen Merkmalen ein wenig in der Richtung des anderen Elters abweichend. Nur die geringere Höhe und die herabgesetzte Fruchtbildung verrieten die Bastardnatur auf den ersten Blick.

Oenothera cruciata × *biennis*. Diese Kreuzung führte ich in den Jahren 1903 und 1905 aus, und erzog die erste Generation dreimal, und zwar 1905, 1907 und 1908. Nur im letzteren Jahre erntete ich rein befruchtete Samen, aus denen ich dann 1909 die

[1]) On triple hybrids, *Bot. Gaz. T. 47.* Jan. 1909, S. 3.

zweite und daraus 1910 die dritte Generation erzog. Alle diese Kulturen bildeten, abgesehen von den Blüten, eine einförmige Rasse, mit breitem, sehr dunklem Laube, sonst aber von der Tracht und den Merkmalen der *O. biennis*. Die dunkle Farbe rührt offenbar von der *O. cruciata* her, welche ja selbst braunrot, und auf dem Stengel und manchen Blütenteilen oft stellenweise rein dunkelrot ist. Die einzelnen Kulturen umfaßten je etwa 60 Pflanzen, von denen etwa die Hälfte zur Blüte gelangte. Spaltungen traten weder in der zweiten Generation noch auch sonst auf. Auffallend ist in dem ersten Jahre nach der Kreuzung der bedeutende Gehalt an bunten Exemplaren; oft sind manche so arm an Chlorophyll, daß sie für die weitere Kultur nicht taugen. Nicht selten sind mehr als die Hälfte der Individuen in dieser Weise angegriffen; sie wurden selbstverständlich nicht zu Samenträgern gewählt, und dementsprechend fehlte das Bunt in meiner zweiten und dritten Generation.

Bereits im Juni sind die Rosetten von Wurzelblättern fast nur durch das dunklere Laub von denen der *O. biennis* zu unterscheiden. Die Blätter sind wohl etwas breiter, doch haben sie sonst dieselbe Form; namentlich gehen sie am Fuße plötzlich und scharf in den Blattstiel über. Im Laufe des genannten Monats nimmt der Unterschied zu, indem die Blätter des Bastardes allmählich im Verhältnis zu denen des Vaters breiter werden. Auch die Stengel sind breit beblättert und dunkelbraun.

Auf eine Vergleichung mit der sehr schmalblättrigen *O. cruciata* muß ich hier verzichten, da ich die Gamolyse dieser Spezies erst später behandeln werde (§ 6). Die Blüten meiner Rasse hatten, durch die anfängliche Auswahl, im Sommer 1910 ausnahmslos die linealen Petalen der *O. cruciata*.

Hauptsache aber ist, daß die vegetativen Merkmale, abgesehen von der dunkleren Farbe, sich ganz eng an diejenigen der *O. biennis* anschlossen.

Oenothera Hookeri × *biennis*. *Oenothera Hookeri* ist die Kalifornische Art mit großen weit geöffneten Blüten und langen schmalen, filzig haarigen Blättern. Vergl. Kap. I, § 7, S. 55 und Taf. VIII.

Die Kreuzung habe ich in den Jahren 1905, 1906 und 1907 gemacht, aber nur von der letzteren auch die zweite Generation kultiviert. Diese zeigt Spaltungen, eine sonst unter den älteren Arten der Oenotheren sehr seltene Erscheinung, welche den Gegenstand unserer Darstellung im vierten Kapitel bilden wird. Hier will ich nur erwähnen, daß einer der beiden Spaltungstypen der ersten Generation durchaus gleich ist.

Somit beschränke ich mich hier auf die erste Bastardgeneration, welche ich 1907, 1908 und 1910 aus Samen erzog und dann teilweise auch in zweijährigen Individuen kultivierte. Sie war durchaus einförmig, obgleich ich im ganzen weit über hundert größtenteils blühende Exemplare hatte.

Auffallend war in diesen Kulturen der große Gehalt an zweijährigen Individuen. Dieses ist ein Merkmal der *O. biennis*, und zwar ihres Pollenbildes; fehlt aber, wie wir später sehen werden, ihrem Eizellenbilde. Im Sommer 1908 hatte ich auf einem Beet von etwa 1 qm nur 27 Pflanzen, welche sämtlich den ganzen Sommer über Rosetten von Wurzelblättern blieben und keinen Hauptstengel trieben. Dagegen brachten sie aus den Achseln ihrer Blätter zahlreiche Seitensprosse hervor, von denen meist 3—5 pro Pflanze zur Blüte gelangt sind, wenn auch erst spät im Sommer.

Ich habe diese Kultur genau mit dem Bastard *Lamarckiana* × *biennis* verglichen, und fand beide während des ganzen Sommers zum Verwechseln ähnlich, jedoch mit kleinen Unterschieden in der Richtung der Merkmale der *O. Hookeri*. So waren z. B. die Stengel auf größeren Strecken von braunroter Farbe, die Blütenknospen länger und dünner, die vier freien Zipfel des noch geschlossenen Kelches länger, die Früchte dünner und länger, die Blätter schmäler. Auch waren die Narben teilweise über den Antheren emporgehoben. In allen diesen Punkten war somit die *Hookeri* × *biennis* eine Mittelbildung zwischen ihren beiden Eltern, aber mit sehr starkem Vorwiegen des *biennis*-Typus.

Wie bereits gesagt, spaltet sich dieser Bastard in der zweiten Generation, indem nur ein Teil der Nachkommen die Merkmale der ersten Generation wiederholt. Ich habe neben ihnen einige zweijährige Individuen der ersten Generation zur Blüte gelangen lassen, fand aber keine nennenswerten Unterschiede.

Oenothera Cockerelli × *biennis*. Diese Kreuzung habe ich 1906, 1907 und 1908 gemacht. Sie gelingt in vorzüglicher Weise, aber die Sämlinge werden schwach, indem sie ihren Chlorophyllfarbstoff in ungenügender Weise ausbilden. Sie sind blaßgrün oder gelblich grün, und zwar in sehr verschiedenem Maße. Einige haben nahezu normale Farbe, andere sind gelblich. Die ersteren wachsen mit fast unverminderter Kraft, die letzteren gehen bald zugrunde. Dazwischen gibt es alle Übergänge. Je nach der Kultur überwiegen die gelben über die grünen, oder schließen sie diese völlig aus.

Merkwürdigerweise vererbt sich dieser Grad der Ausbildung des Chlorophylls auf die Nachkommen. Aus einem grünen Bastard erster Generation erhält man durch Selbstbefruchtung eine rein grüne kräftige Rasse, während aus den Samen der gelblichgrünen Exemplare des nämlichen Beetes schwache gelblichgrüne Rassen hervorgehen. Ein ähnliches Verhalten habe ich auch sonst unter meinen *Oenothera*-Bastarden beobachtet[1]). Im Sommer 1909 überließ ich grüne und gelblichgrüne Exemplare der ersten Generation in Pergaminbeuteln der Selbstbefruchtung, und erzog aus ihren Samen 1910 zwei Beete mit je 30 Pflanzen. Diese ganze Kultur war einförmig, aber bereits im Juni waren die Kinder der gelblichgrünen Mutter alle gelblich, wenn auch in sehr verschiedenen Graden, während die Nachkommen der grünen Mutter alle gleichfarbig grün waren. Die letzteren wuchsen kräftig und gelangten Anfang August alle zur Blüte. Von den gelblichen blühten damals nur die Hälfte, einige erreichten dieses Stadium später und fünf Exemplare trieben im ersten Sommer überhaupt keinen Stengel. Der Farbenunterschied zwischen den beiden Beeten hielt sich während des Sommers, wurde aber allmählich, als die untersten Blätter abstarben, weniger auffallend.



Fig. 24
Oenothera biennis × *O. bien. Chicago*. Ganze Pflanze vor der Blüte, Juli 1911. Schmalblättrig, *Conica*-Typus.

Abgesehen von der Farbe gehörten alle diese Pflanzen einem einzigen Typus an, der in der ersten und der zweiten Generation derselbe war, und der normalen *O. biennis* auffallend ähnlich. Von dieser unterschieden sie sich aber durch einige Merkmale der *O. Cockerelli*, z. B. mehr runzliche, und am Gipfel spitzere Blätter und Brakteen, weniger dichte Blütenrispen, kleinere Petalen usw. Im ganzen und großen herrschte aber der *Biennis*-Typus während der ganzen Entwicklung stark vor.

Fassen wir die Ergebnisse dieses Paragraphen zusammen, so finden wir für:

Oen. biennis Chicago × *biennis* . . . (4 Generationen)
Oen. cruciata × *biennis* . . . . (3 Generationen)

[1]) Ebenso bei *O. cruciata* × *biennis*, siehe oben S. 64 und ferner Kap. II § 9.

Oen. Cockerelli × *biennis* . . . . . . (2 Generationen)
Oen. Hookeri × *biennis* . . . . (2. Gen. spaltend)
Oen. muricata × *biennis* . . . . . . (siehe Kap. I § 4)
Oen. Lamarckiana × *biennis*[1])

stets denselben Typus, wie für *O. biennis* selbst, nur mit untergeordneten Abweichungen in der Richtung der Merkmale der betreffenden Mutter.



Fig. 25
Oenothera biennis × *O. bien. Chicago*, links, mit dicken Blütenknospen und *Conica*-Typus. Rechts *Oenothera biennis Chicago* × *biennis* mit dünneren Knospen und dichtgefüllter Rispe (Typus der *O. biennis*), Aug. 1911.

Diese Abweichungen sind z. T. deutlich ausgesprochen, z. B. in der Farbe des Laubes, meist aber so schwach, daß es oft schwer hält, die sechs genannten Bastardtypen nicht miteinander zu verwechseln.

---

[1]) Siehe den folgenden Abschnitt.

§ 3. Das Eizellenbild von *Oenothera biennis*

Ganz anders verhalten sich die Bastarde der nämlichen Arten mit *O. biennis,* wenn sie diese zur Mutter haben. Nirgendwo prägt sich hier der oben beschriebene *Biennis*-Typus aus. Sie machen den Eindruck, als ob sie aus einer durchaus anderen Verbindung hervorgegangen wären. Die starke Tendenz zur Zweijährigkeit ist völlig verschwunden; die



Fig. 26
Oenothera biennis × *O. bien. Chicago.* Wachsender Stengel, von oben gesehen, Anfang Juli 1911.

Pflanzen treiben unter normalen und sogar teilweise ungünstigen Bedingungen im ersten Jahre alle ihren Stengel. Diese sind hoch, wenig verzweigt, schwach verholzt, und dadurch dem Durchfaulen in ähnlicher Weise ausgesetzt, wie wir dieses für die *O. biennis* × *muricata* beschrieben haben (S. 46).

Je nach der Wahl des andern Elters treten auch hier kleine Unterschiede auf, welche die bis jetzt untersuchten Bastarde zu zwei Typen

bringen lassen. Ich werde diese als *Conica* und *Gracilis* andeuten, und führe hier als Beispiel für den ersteren Typus die *Oenothera (biennis × Lamarckiana) velutina*, und für den zweiten die *O. biennis × muricata* an. Die *Conica* ist eine hohe, steife Form mit rinnigen Blättern, während die *Gracilis* niedrig, schwach und schmalblättrig ist.

Die ausgeführten Kreuzungen waren die folgenden:

Oen. biennis × biennis Chicago. Die Kreuzung führte ich 1905 aus; die erste Generation erzog ich 1907 und 1908, die dritte 1908 und 1909 und die vierte 1910. Alle diese Bastarde waren einförmig. In der ersten Generation hatte ich 1907 im ganzen



Fig. 27
Oenothera biennis Chicago × O. biennis. Wachsender Stengel, von oben gesehen, im gleichen Alter wie Fig. 26, Anfang Juli 1911.

37 und im folgenden Jahre 27 blühende Pflanzen, sie waren aber sehr wenig fruchtbar und aus ihren Samen keimten nach Selbstbefruchtung nur 8 Exemplare im Jahre 1908 und nur 15 im folgenden Frühling. Diese 23 haben aber alle geblüht. Die dritte Generation umfaßte 18 blühende Pflanzen und 42, welche im Juni behufs Raumersparnis ausgerodet wurden (vergl. Fig. 24—27).

Die Merkmale waren die folgenden: Anfang Juni sind die jungen Rosetten schmalblättrig, die Blätter länglich rautenförmig, bei einer Länge von 12—14 cm eine Breite von 3 cm erreichend, und von rein grüner Farbe. Sie fangen sehr früh an, ihren Stengel emporzutreiben, und gehören in dieser Hinsicht zu den frühesten unter allen von mir bis jetzt kultivierten Bastarden. Am Stengel stehen die Blätter entfernt; sie sind mehr oder weniger rinnig zusammengebogen und von blaßgrüner Farbe im Vergleich mit den

Eltern. Sie haben bei einer Länge von 10 cm etwa 2,5 cm Breite. Während der Blütezeit erreichen die Pflanzen nur eine Höhe von etwa 1,5 m; ihre Blütenknospen sind konisch, jedoch etwas dünner als bei der *O. (biennis × Lamarckiana) velutina.* Blüten fast so groß wie bei der Mutter. Bis zum Ende bleiben die Pflanzen schwach, wenig verholzt, und dem Durchfaulen stark ausgesetzt.

Oenothera biennis × Hookeri. Aus einer 1908 gemachten Kreuzung erzog ich 1908 im ganzen 60 Exemplare, von denen ich 16 zur Blüte gelangen ließ. Sie waren alle vom gleichen Bau, mit schmalen langen Blättern, fast so wie der Vater (z. B. 17



Fig. 28
Oenothera biennis × Cockerelli.
Typus: *Conica.* Sept. 1909.



Fig. 29
Oenothera biennis × cruciata. Typus: *Gracilis.*
Sept. 1909.
Rechts am Anfang, links am Ende der Blütezeit.

× 5 cm), mit langem Stiel und mit der größten Breite unweit vom Gipfel. Sie blühten im August, waren rein grün, während *O. Hookeri* stark rotbraun zu sein pflegt, wenig behaart. Die Blumenblätter hatten die tief ausgebuchteten Petalen des Vaters, aber die Größe der Mutter. Die Blütenknospen waren dick und konisch, am Grunde 1 cm erreichend bei einer Länge von 3 cm. Die Pflanzen waren stattlich, etwa 2 m hoch, mit dicken, graden, wenig verzweigten Stämmen, aber innerlich sehr weich, und oft stellenweise faulend. Die Früchte groß und dick.

Die zweite Generation erzog ich 1910 in 80 Exemplaren, von denen ich nur 15 zur Blüte gelangen ließ. Sie waren einförmig und der Kultur des vorigen Sommers durchaus gleich.

Oenothera biennis × Cockerelli. Kreuzung 1907. Erste Generation 1908 in 98 Exemplaren, von denen 20 geblüht haben. Durchaus einförmig und grün[1]). Blätter der Rosetten größer und von gröberem Bau als bei *O. Cockerelli*, ohne deren Glanz und nicht so stark dem Boden angedrückt, länglich rautenförmig, ein wenig rinnig. Sonst aber der *O. Cockerelli* auffallend ähnlich. Während der Blütezeit bilden sie einen deutlichen Typus, welcher im Habitus der *O. Cockerelli* sehr stark gleicht, und derselbe ist wie der der *O. (Lamarckiana × Cockerelli) velutina*. Weiße Blattnerven, kurze konische Blütenknospen, lange dicke Früchte, gräulichgrünes Laub mit rinnigen Blättern. Die Pflanzen werden ebenso hoch wie *O. biennis × Hookeri* mit denen man sie leicht verwechseln könnte.

Die zweite Generation, 1909, umfaßte 15 blühende und 48 im Juli ausgerodete Exemplare; alle waren unter sich gleich und mit denselben Merkmalen wie 1908. Aus ihnen erzog ich 1910 eine dritte Generation mit dreißig blühenden und ebenso vielen im Juli ausgerodeten Pflanzen. Auch hier waren alle Individuen vom gleichen Typus wie vorher. Das Durchfaulen der Stengel fing Ende Juli an und nahm im nächsten Monat bedeutend zu. In den wesentlichen Merkmalen wiederholten die Pflanzen den bereits mehrfach beschriebenen *Conica*-Typus.

Oen. biennis × cruciata. Entsprechend den sehr schmalen Blättern des Vaters weicht dieser Bastard von den bisher beschriebenen durch lange und fast linealische Blätter ab. Auch sonst nähert er sich der reinen *O. cruciata* bedeutend, sowohl im Wuchs als in der Ausbildung der Traube während der Blüte und der Fruchtbildung nur sind die Blumenblätter herzförmig. Ich habe die Kreuzung 1903 gemacht und in 1905 und in 1907 die erste und zweite Generation erzogen. Beide waren einförmig, sie umfaßten je 13 blühende Pflanzen nebst einer bedeutenden Anzahl von jüngeren Stengeln. Ferner habe ich 1903 auch *O. biennis cruciata* mit *O. cruciata* gekreuzt; die Blüten des Bastardes haben dann kleine linealische Petalen, aber im vegetativen Teile verhalten sich diese Bastarde, wie zu erwarten, genau wie die erstgenannten. Von dieser Linie erzog ich zwei Generationen und zwar 1905 die erste mit 129 blühenden Pflanzen, 1906 und 1907 die zweite mit 7 blühenden und etwa 75 nicht blühenden Exemplaren. Unterschiede ergaben sich nicht.

Dann kehrte ich zu der ersteren Kreuzung, *O. biennis × cruciata* zurück und studierte 1909 und 1910 deren dritte und vierte Generation. Auch diese verhielten sich durchaus gleich und einförmig. Es waren 50 und 39 blühende, nebst 39 und 30 im Juli ausgerodeten Pflanzen.

Fassen wir jetzt diese Kulturen übersichtlich zusammen:

A. *Conica*-Typus

Oen. biennis × biennis Chicago (3 Generationen),
Oen. biennis × Hookeri (2 „),
Oen. biennis × Cockerelli (3 „),
Oen. (biennis × Lam.) velutina (siehe Abschn. III).

B. *Gracilis*-Typus

Oen. biennis × cruciata (4 Generationen),
Oen. biennis × muricata (siehe Kap. I § 5),
Oen. Lamarckiana × cruciata (siehe Abschn. III Kap. III).

Der Typus *Gracilis* unterscheidet sich vom *Conica*-Typus im wesentlichen nur durch Merkmale, welche unzweideutig durch den Vater bedingt sind, und wir dürfen somit folgern, daß die in den Eizellen von

[1]) Vergl. die reziproken buntblättrigen Bastarde auf S. 66.

O. biennis vererbten Eigenschaften, am besten durch den *Conica*-Typus veranschaulicht werden. Allerdings treten auch in den Bastarden unserer ersten Gruppe (A) diese Merkmale nicht völlig rein zutage, da jede Form einen Einfluß des Vaters erkennen läßt. Doch sind diese Differenzen so geringe, daß man davon leicht abstrahieren und das Bild der ganzen Gruppe A als ein einheitliches betrachten kann.

Dieser *Conica*-Typus ist in *Oenothera biennis* selbst latent, da er völlig von dem im Pollen vererbten *Biennis*-Typus verdrängt wird. In den Eizellen-Bastarden dieser Spezies dominiert er aber, in den betreffenden Fällen, über die Merkmale des jemaligen Vaters.

§ 4. Das Pollenbild von *O. biennis Chicago* (Tafel VI)

Weniger ausgeprägt als bei *O. biennis*, aber doch in vielen Versuchen scharf zum Vorschein tretend, ist die Heterogamie bei der verwandten amerikanischen Form, welche ich unter dem Namen *O. biennis Chicago* kultiviere [1]). Auch ist sie in der Hauptsache gerade umgekehrt, denn während der Pollen von *O. biennis* breitblätterige, ihre Eizellen aber schmalblätterige Mischlinge geben, verhält sich die Sache hier anders. Denn die Pollen-Bastarde von *O. biennis Chicago* sind schmalblätterig, ihre Eizellen-Bastarde zeichnen sich aber durch breite Blätter aus. Glücklicherweise dominieren diese Eigenschaften in einer ausreichenden Reihe von Fällen, um die beiden Sexualtypen getrennt zur Darstellung bringen zu können.

Von den Pollen-Bastarden unserer Art haben wir *O. biennis* × *biennis Chicago* bereits beschrieben (S. 69). Dort aber waren die Merkmale des Vaters rezessiv, und dementsprechend müssen wir von diesem Falle hier absehen. Die drei übrigen untersuchten Bastarde führen aber denselben Typus und sind einander fast zum Verwechseln ähnlich. Diese Form ist somit als der gesuchte Sexualtypus zu betrachten, und soll im folgenden als *Rigida* angedeutet werden.

O. muricata × *O. biennis Chicago.* Kreuzung 1908. Im Sommer 1909 hatte ich 15 blühende Pflanzen, nebst 39, welche im Juli und einer größeren Zahl, welche bereits im Mai ausgerodet wurden. Sie gehörten alle einem einzigen Typus an. Bereits als junge Rosetten waren sie schmalblätterig, ebenso an den Stengeln im Juni. Stets waren die Blätter eine Mittelform zwischen denen der beiden Eltern. Das Nutieren der Stengelgipfel der *O. muricata* fehlte; ebenso fehlte die braunrote Farbe der Internodien und des Laubes der *O. biennis Chicago.* Sie erreichten eine Höhe von 1,6 m im August und hatten kleine Blüten, kleiner als diejenigen des Vaters.

Die zweite Generation erzog ich 1910 mit 15 blühenden und 45 jüngeren Exemplaren. Die ersteren wuchsen sehr stark, erreichten bereits Anfang August die im Garten auffallende Höhe von 2—2,3 m und verlängerten sich bis zum Schluß der Kultur immer mehr. Die Rispen waren lang und locker, die Blüten klein mit den herzförmigen am Grunde verschmälerten Petalen der *Muricata*, öffneten sich aber weit. Wie die Gruppe des ersten Jahres, war auch diese durchaus einförmig, mit ausgesprochenem *Rigida*-Typus.

O. Hookeri × *O. biennis Chicago.* Kreuzung 1908. Die erste Generation erzog ich 1909 in 63 Exemplaren, von denen ich 15 zur Blüte gelangen ließ. Sie hielten die Mitte zwischen den beiden Eltern, aber mit deutlich überwiegendem Einfluß der Mutter,

[1]) Vergl. die Beschreibung dieser Form Abschn. II, Kap. I, § 7, S. 54.

offenbar weil der väterliche Sexualtypus auch schmalblätterig war. Stengelblätter rinnig zusammen gebogen, filzig behaart, dunkelgrün. Rispen lang und locker, Blüten groß, Früchte dünn und lang.

Die zweite und dritte Generation wiederholten den Typus genau und zwar die zweite 1910 in 80 Exemplaren, von denen 30 blühten, und die dritte 1911 in 25 blühenden und 23 jüngeren, und 1912 in 60 Pflanzen. Sie hatten dieselbe Gestalt der *Rigida* wie die *O. muricata* × *biennis Chicago*, aber unter dem Einfluß der *O. Hookeri* längere Blätter, längere Früchte und größere, sehr schöne Blumen.



Fig. 30
Oenothera muricata × *biennis Chicago*. Typus *Rigida*, Sept. 1909.



Fig. 31
Oenothera Cockerelli × *biennis Chicago*. Typus *Rigida*. Sept. 1909.

O. Cockerelli × *biennis Chicago*. Kreuzung 1908. Erste Generation 1909 mit 60, zweite 1910 und 1912 mit 80 bezw. 60 Pflanzen. Von diesen gelangten zur Blüte 15 und 30 Exemplare. Sie waren alle schmalblätterig, wiederholten den *Rigida*-Typus, aber mit deutlichem Einfluß der Mutter. Farbe des Laubes bläulichgrün, Nerven weißlich, Blattspitzen ein wenig seitlich abgebogen. Blüten klein, nicht merklich größer als diejenigen der Mutter.

Zusammenfassend haben diese drei Bastarde somit schmale, rinnige Blätter und lange lockere Rispen, und dadurch einen auffallenden Ha-

bitus, welchen ich als *Rigida*-Typus bezeichne. In der Größe der Blüten, der Länge der Früchte und in einigen anderen Merkmalen weichen sie aber voneinander ab, indem jeder deutlich den Einfluß seiner Mutter verrät.

§ 5. Das Eizellenbild von *O. biennis Chicago.*

In Verbindung mit dem männlichen Sexualtypus von *O. biennis* gibt die amerikanische Form einen auffallend breitblätterigen, dem Vater sehr ähnlichen aber dunkelgrün belaubten Bastard (S. 63). Dieser Typus wiederholt sich nun, wenn man die *O. biennis Chicago* mit isogamen schmalblätterigen Arten kreuzt, und dieses deutet darauf hin, daß auch der weibliche Sexualtypus unserer Spezies als breitblätterig betrachtet werden muß. Genau derselbe Typus entsteht durch die Kreuzung der weiblichen *O. cruciata* mit denselben Vätern. Ich habe ihn bereits in meiner Mutationstheorie (II, S. 102) beschrieben und mit dem Namen *O. rubiennis* belegt, und dieser Name soll hier für ihn beibehalten werden. Sein Merkmal ist der Habitus von *O. biennis* mit der braunroten Farbe von *O. biennis Chicago* bezw. von *O. cruciata.* In vielen Fällen erreicht er unter dem Einflusse einer dieser beiden Mütter eine viel höhere Gestalt als die *O. biennis*, nicht selten bis zu 2 m Höhe und mehr emporwachsend.

Verglichen mit den als *Conica* und *Rigida* angeführten Typen sind die *Rubiennis*-Bastarde sehr einförmig, und verraten sie den Einfluß ihrer speziellen Eltern nur in sehr untergeordneter Weise. Ich habe alle die einzelnen Typen gleichzeitig und in derselben Abteilung meines Versuchsgartens, bei möglichst gleicher Kultur, im Sommer 1909 in Gruppen von je 20—30 Exemplaren blühen lassen, und konnte sie somit eingehend vergleichen. Solche Gruppen zeigen den Typus klar und deutlich und sind in viel höherem Grade überzeugend als vereinzelte Exemplare oder deren Photographien. Leider ist es, bei der Kleinheit der Unterschiede und mit unserer schwerfälligen Nomenklatur, äußerst schwierig und oft fast unmöglich, die Beobachtungen in der Beschreibung deutlich wiederzugeben. Ich habe ausgedehnte Tabellen über die einzelnen Merkmale ausgearbeitet, aber auch diese wiederholen eigentlich nur das, was auch in den gewählten Namen zum Ausdruck gebracht wird; sie sollen deshalb hier nicht angeführt werden.

Als Belege führe ich jetzt die Bastarde mit den isogamen Arten *O. Hookeri* und *O. Cockerelli* an; ihre reziproken Formen sind im vorigen Paragraphen beschrieben worden (*Rigida*-Typus).

O. biennis Chicago × *O. Hookeri.* Dieser Bastard spaltet in der zweiten Generation und soll also eigentlich erst im vierten Kapitel dieses Abschnittes ausführlich behandelt werden. Von den beiden Spaltungstypen ist einer der ersteren Generation gleich, und auf diese kann ich mich hier somit beschränken. Ich kultivierte sie, aus einer 1908 gemachten Kreuzung, im Sommer 1909. Es waren 54 Pflanzen, von denen ich 15 zur Blüte gelangen ließ. Sie waren von Anfang an einförmig, mit wenig schmaleren Blättern als die Mutter, und dunkelbraun im Stengel und im Laube. Ende

August erreichten sie nahezu 2 m an Höhe; die untere Braktee der Traube maß 15 × 3 cm und war flach (nicht etwa rinnig). Die Blüten waren nicht merklich größer als diejenigen der Mutter.

O. biennis Chicago × *O. Cockerelli.* Ich machte diese Kreuzung zwei Male, 1907 und 1908, kultivierte aus beiden im nächsten Jahre die erste Generation, und aus der einen 1910 und 1911 die zweite und dritte. Alle diese Gruppen waren einförmig mit dem hohen *Rubiennis*-Typus. Der Umfang war kein sehr bedeutender, da die Kulturen anfangs sehr zur Bildung zweijähriger Individuen neigten, welche aus äußeren Rück-



Fig. 32
Oenothera biennis Chicago × *Cockerelli.* Spitze eines jungen Stengels von oben gesehen, um die gebogenen Blattspitzen zu zeigen. (Vergl. Fig. 20, S. 54). Aug. 1910.

sichten nicht überwintert werden konnten und somit nur eine Beurteilung des Rosettenstadiums zuließen. Es blühten in der ersten Generation 7 und 15, in der zweiten 30 und in der dritten 15 Exemplare, zusammen also 67, während daneben noch etwa die doppelte Anzahl von Pflanzen nur in Rosettestadium studiert wurde. Die Blätter der Rosetten und der Stengel hatten ungefähr die Form und Breite von denjenigen der Mutter, sowie auch ihre Farbe. Die Trauben waren voll und dicht beblättert mit großen Brakteen, welche aber die blühenden Blüten nicht so weit überragten wie bei der Mutter. Die jungen Blätter zeigten in geringerem Grade die seitliche Ausbiegung, welche für den Vater charakteristisch ist (vergl. Fig. 20, S. 54). Die Stämme erreichten eine Höhe von über 2 m.

§ 6. Gamolyse von *Oenothera cruciata*

Die Pollen-Bastarde dieser Art[1]) führen meist einen Typus, der sich an die Merkmale des Vaters eng anschließt, und den ich bereits für *O. biennis* × *cruciata* beschrieben und *Gracilis* genannt habe (§ 3, S. 71). *Oenothera muricata* × *cruciata* ist gleichfalls eine *Gracilis*-Form, und dieselbe Form erhielt ich aus der Kreuzung *Lamarckiana* × *cruciata*, deren Spaltungen jedoch erst später beschrieben werden sollen (vergl. Abschn. III, Kap. 4). In anderen Fällen sind die Bastarde, die *O. cruciata* zum Vater haben, häufig so schwach, daß es nicht gelingt, sie über das Keimungsstadium hinauszubringen, oder daß sie doch stets nur schwach bleiben und nicht zur Blüte und zur normalen Samenbildung gelangen. Gelbe, früh absterbende Keimlinge lieferten mir *O. Hookeri* × *cruciata* und *O. Cockerelli* × *cruciata*; grüne Schwächlinge dagegen *O. biennis Chicago* × *cruciata*. Für den vorliegenden Zweck waren diese Mischlinge unbrauchbar.



A



B

Fig. 33

Oenothera muricata × *cruciata*. Erste Generation, A mit linealischen, B mit herzförmigen Petalen, Sept. 1905.

Oenothera muricata × *cruciata* habe ich durch drei Generationen kultiviert. Sie zeigte bereits in der ersten ein sehr starkes Variieren der Form der Petalen zwischen der linealischen Gestalt des Vaters und den herzförmigen Blumenblättern der Mutter. Die Kreuzung machte ich 1903, die erste Generation umfaßte 1905 über 100 blühende Pflanzen, die zweite erzog ich 1906 und 1907 mit etwa 60, die dritte 1907 in etwa 80 blühenden Exemplaren. Alle diese Pflanzen waren in ihrem Habitus, ihrem Laube und in der gedrungenen Gestalt der Fruchtrispen einander durchaus gleich. Sie sahen in diesen Merkmalen der später zu beschreibenden *Gracilis*-Form aus *O. Lamarckiana* × *cruciata* zum Verwechseln ähnlich.

[1]) Vergl. die Beschreibung dieser Art in Abschn. II, Kap. I, § 7, S. 56.

In bezug auf die Blumenblätter zeigt *Oenothera muricata* × *cruciata* wie erwähnt eine Spaltungserscheinung, und da wir diese später auch bei *O. cruciata* × *Lamarckiana* finden werden, möge sie hier etwas ausführlicher besprochen werden. Bereits in der ersten Generation zeigten alle Exemplare ein Fluktuieren zwischen den beiden Extremen, und zwar derart, daß auf einigen wenigen die linealische Form auffallend vorherrschte, während auf den übrigen die meisten Blüten mittlere und etwas breitere Zwischenstufen zeigten. Je nach der Jahreszeit und der Witterung waren diese Schwankungen mehr nach der einen oder nach der andern Seite gerichtet. Im Spätsommer nahm der Gehalt an linealischen Petalen im allgemeinen ab, aber mit kurzen Perioden vorwiegend cruciater Blüten dazwischen. Diese Verhältnisse habe ich nur nebenbei berücksichtigt; sie bedürfen einer eingehenden Untersuchung sehr.

In der ersten Generation habe ich ein vorwiegend cruciates und ein vorwiegend mittleres Exemplar mit dem eigenen Staube rein befruchtet. Die Nachkommenschaft des ersteren bestand nur aus vier Pflanzen, welche aber auf allen ihren Blüten nur linealische Petalen ausbildeten; die Nachkommen des anderen waren 51 blühende Pflanzen, welche sämtlich die mittlere Petalenform der Mutter wiederholten, jedoch mit sehr starker Fluktuation. Diese führte auf einigen Individuen bis zum reinen *Cruciata*-Typus. Auch die dritte Generation bestand aus Exemplaren mit Petalen von mittlerer Breite (56 Exempl.) wenn die Mutter solche hatte, aber aus cruciaten Individuen (26 Exempl.), wenn als Mutter eine cruciate Pflanze der zweiten Generation gewählt worden war.

Ähnliche Verhältnisse habe ich bereits in meiner Mutations-Theorie (Bd. II, S. 593—633 und Fig. 140 auf S. 618) beschrieben, und deshalb werde ich hier darauf nicht näher eingehen. Während aber die damals benutzte *O. cruciata varia* von zweifelhafter Herkunft war, haben sich hier die Erscheinungen bei der Kreuzung zweier wild wachsender Arten wiederholt.

Ganz anders verhalten sich die Eizellen-Bastarde unserer Pflanze. Sie sind breitblätterig, dunkelgrün und sehr kräftig, und führen genau denselben Typus wie die entsprechenden Bastarde der Eizellen von *O. biennis Chicago*. Dieser soll somit auch hier als *Rubiennis* bezeichnet werden. Ich führe drei Fälle an.

O. cruciata × *O. Hookeri*. Dieser Bastard spaltet sich in der zweiten Generation und soll somit erst im vierten Kapitel dieses Abschnittes eingehend besprochen werden. Ich beschränke mich hier auf die erste Generation und bemerke nur, daß die zweite ihr in der einen Gruppe ihrer Individuen durchaus gleich war. Die Kreuzung machte ich 1908, die erste Generation (1909) umfaßte 45 Pflanzen, von denen ich 15 bis zur Blüte und Samenbildung heranzog. Sie waren von der Keimung bis zur Samenreife einförmig, und hielten in den meisten Merkmalen die Mitte zwischen den beiden Eltern. In den Rosetten waren die Blätter kürzer und breiter als diejenigen des Vaters, dunkelgrün und mit den zerstreuten runden braunen Fleckchen der Mutter. Rote Nerven rührten von beiden Eltern her. Am emporwachsenden Stengel waren die Blätter breit und flach, die unterste Braktee der Rispe maß etwa 15 × 4 cm, die Petalen waren groß (2,5 cm), das Laub dunkelgrün. Die Pflanzen sahen den übrigen *Rubiennis*-Bastarden zum Verwechseln ähnlich, fingen aber erst spät (Ende August) zu blühen an.

O. cruciata × *O. Cockerelli*. Kreuzung 1908, erste und zweite Generation 1909 und 1910, mit 62 und 80 Exemplaren, von denen 15 und 19 geblüht haben. Durchaus einförmig, in der Form der Blätter sich an den Vater annähernd, in der Farbe des Laubes, den braunroten Nerven und den roten Pünktchen auf den Wurzelblättern an die Mutter erinnernd. Die seitliche Biegung der Blattspitzen war vorhanden, jedoch viel weniger entwickelt als beim Vater. Die Stengelblätter waren braunrot, etwas breiter als beim vorigen Bastard, die Stengel erreichten über 2 m an Höhe und hatten kleine Blüten. Sie waren in allen Merkmalen dem Typus der *O. cruciata* × *O. biennis Chicago* zum Verwechseln ähnlich. Die zweite Generation wiederholte die erste. Auch hier glichen die jungen Rosetten mehr dem Vater, während beim Emporschießen der *Rubiennis*-Typus immer mehr in den Vordergrund trat.

O. cruciata × *O. biennis Chicago.* Kreuzung 1908, erste und zweite Generation 1909 und 1910, mit 63 und 60 Exemplaren, von denen je 15 geblüht haben. Durchaus einförmig und von der ersten Jugend an als reiner *Rubiennis*-Typus. Wurzelblätter breit, dunkelgrün, mit braunen runden Fleckchen, fast ebenso breit wie beim Vater. Stengel und Laub braunrot, die Blätter so breit wie bei *O. cruciata* × *Hookeri*, die Stengel im Spätsommer über 2 m hoch. Von der *O. cruciata* × *Cockerelli*, wie bereits bemerkt, fast nicht zu unterscheiden. Die zweite Generation wiederholte die erste in allen Punkten.



Fig. 34
Oenothera cruciata × *Cockerelli.*
Typus *Rubiennis*, Sept. 1909.



Fig. 35
Oenothera cruciata × *biennis Chicago.*
Typus *Rubiennis*. Sept. 1909.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß der männliche Sexualtypus der *O. cruciata* der feine, rein grüne, langblätterige *Gracilis* mit den dichten Fruchtrispen ist, während der weibliche Sexualtypus breitblätterig, rotbraun, stark, steif und hochwachsend ist, wie derjenige der weiblichen *O. biennis Chicago*. Diese Merkmale werden durch die Bezeichnung *Rubiennis* angedeutet.

§ 7. Gamolyse von *Oenothera muricata*

Auch hier begegnen wir der Schwierigkeit, daß aus Kreuzungen, welche *O. muricata* zum Vater haben, nur zu oft Samen entstehen, welche gelbe oder gelblich grüne Keimlinge liefern. Ich werde dieses für *O. Lamarckiana* × *muricata* später ausführlich beschreiben. Genau so verhalten sich:

Gelbe Keimlinge:	Kreuzung
Oenothera biennis Chicago × *muricata* . .	1905, 1908
Oenothera Hookeri × *muricata*	1908, 1909
Oenothera Cockerelli × *muricata*	1907, 1908.

Bei der Wiederholung dieser Kreuzungen erhielt ich stets nur gelbe Keimpflanzen, trotzdem die Samen meist zahlreich, zu Hunderten in jeder Kultur keimten. Doch starben sie alle entweder bevor sie ihre ersten Blättchen entfalten konnten, oder kurze Zeit nachher. Ich hatte wenigstens vereinzelte kräftigere Exemplare erwartet, wie bei der *O. Lamarckiana* × *muricata*, konnte solche aber trotz aller Sorgfalt bis jetzt nicht zur weiteren Entwicklung bringen[1]).

Für die Beurteilung des Pollenbildes von *O. muricata* stehen uns aber die bereits beschriebenen Bastarde mit *O. biennis* zur Verfügung (Tafel X und XII). Sie sind von weicherem Bau als die *O. muricata*, weit schwächer aber sonst dieser in den Merkmalen der Blattform und der Blüte ähnlich.

Mit *Oenothera cruciata* gibt der Pollen von *O. muricata* gleichfalls grüne Bastarde von normaler Entwickelungsfähigkeit. Sie sehen der Mutter zum Verwechseln ähnlich. Ich habe die Kreuzung 1908 gemacht, sie lieferte nur wenige keimfähige Samen. Es keimten 20 Exemplare und diese haben sämtlich im Sommer geblüht. Sie waren durchaus einförmig, braunrot, mit langen schmalen Blättern, in der Rosette aufgerichtet, mit niedrigen Stengeln, weit abstehenden Seitenzweigen und dichtgedrängten kurzen Trauben. Also in jeder Hinsicht der Mutter gleich. Daß sie aber wirklich Bastarde waren, ergab sich aus den Petalen, welche nicht linealisch, sondern herzförmig waren. Sie erreichten eine Höhe von 1,5 m und bildeten bei Selbstbefruchtung reichlich Samen.

Aus diesen erzog ich 1910 eine zweite Generation, welche 15 blühende Pflanzen lieferte nebst 45, welche nur bis in den Juli beobachtet wurden. Sie waren wiederum einförmig und der *O. cruciata*, welche auf einem benachbarten Beete wuchs, während des ganzen Sommers durchaus ähnlich, mit Ausnahme der Blumenblätter.

Da aber aus den vorhergehenden Paragraphen hervorgeht, daß in den Eizellen der *O. cruciata* nicht das Bild dieser Art, sondern der *Rubiennis*-Typus auf die Nachkommen übermittelt wird, müssen wir folgern, daß der Typus der *O. cruciata* × *O. muricata* mehr unter dem Einflusse des Vaters als unter demjenigen der Mutter steht, und daß somit die Ähnlichkeit mit der *O. cruciata* nicht eine erbliche Übereinstimmung ist. Trotz aller Unsicherheit können wir hier einen ähnlichen Einfluß vermuten als in *O. biennis* × *O. muricata*, und somit vorläufig eine Annäherung des männlichen gamolytischen Typus der *O. muricata* an die als *Gracilis* beschriebene Form annehmen. Ich werde hierauf bei der Besprechung der Bastarde mit *O. Lamarckiana* zurückkommen (vergl. Abschnitt III Kap. 4).

Bei der Ermittelung des Eizellenbildes der *O. muricata* begegnen wir der oben genannten Schwierigkeit nicht. Hier sind stets alle Keimlinge grün und entwickelungsfähig, und offenbar spricht sich auch in diesem Unterschiede die Heterogamie der Art aus. Ich habe bereits zwei Bastarde angeführt, die *O. muricata* × *biennis Chicago* mit

[1]) Wahrscheinlich wird solches unter einem geeigneteren Klima oder bei spezieller Kultur der Mutterpflanzen dennoch gelingen.

dem *Rigida*-Typus (S. 72), und *O. muricata* × *cruciata* mit dem wohl vom Vater herstammenden Typus der *Gracilis* (S. 76).

Oenothera muricata × *Hookeri*. Kreuzung 1908. Bereits als junge Rosetten der *O. muricata* × *biennis Chicago* durchaus ähnlich und ebenso im späteren Verlauf der Entwickelung. Ich erzog 63 Exemplare zu kräftigen Rosetten, gab aber nur 15 von ihnen den erforderlichen Raum zur Bildung des Stengels und zur Entfaltung der Blüten. Diese haben alle geblüht und entwickelten dabei den Typus *Rigida* allmählich deutlich, wenn es auch anfangs oft zweifelhaft war, zu welcher Gruppe sie gehörten. Die Merkmale der *Hookeri* traten dabei immer mehr in den Hintergrund.

Die zweite Generation erzog ich 1910. Auch diese war einförmig. Sie umfaßte 30 blühende und 50 jüngere Exemplare. Die ersteren glichen auch hier anfangs noch stark der *Hookeri*; als aber die Blüten sich öffneten, trat der *Rigida*-Charakter immer reiner zu Tage. Behaarung und Blütenform verrieten aber stets den Einfluß des Vaters. Ende August erreichten die Pflanzen etwa 2 m Höhe.

Oenothera muricata × *Cockerelli*. Kreuzung 1907. Drei Generationen in den drei folgenden Jahren. Sie waren alle einförmig. Sie umfaßten 27 + 45, 15 + 48 und 30 + 30 Exemplare, zusammen also 72 blühende Individuen und 123, welche im Juli als Rosetten entfernt wurden. Die blühenden waren bereits Anfang August 1,5 m hoch, und verlängerten sich nachher unaufhörlich. Sie waren deutlich *Rigida*, d. h. sie führten denselben Typus wie die vorher beschriebenen Bastarde, zeigten aber den Einfluß des Vaters in allen ihren Organen mehr oder weniger stark ausgeprägt. Die Blätter waren bereits in den Rosetten größer, von gröberem Baue, nicht glatt und glänzend, weniger bläulich. Sobald die Stengel zu treiben anfingen, zeigten die jüngeren Blätter an ihrem Gipfel die eigentümliche für die *O. Cockerelli* charakterische seitliche Umbiegung der Blätter.

Die Übereinstimmung dieser beiden Bastarde mit *O. muricata* × *biennis Chicago* deutet darauf hin, daß die erblichen Eigenschaften der weiblichen *Muricata* sich an diesem Typus nur in sehr untergeordneter Weise beteiligen, oder m. a. W. in der Hauptsache rezessiv sind. Dafür spricht auch, daß, wenn man die als Väter benützten Arten unter sich in geeigneter Weise kreuzt, derselbe Typus erhalten wird. Und dieser stimmt mit den reziprok gleichen Bastarden der betreffenden isogamen Arten so auffallend überein, daß man auch diese zu derselben Gruppe rechnen kann. Wir erhalten somit die folgende Reihe von Bastarden mit dem:

Rigida-Typus

O. muricata × *biennis Chicago* (2 Generationen)
O. „ × *Hookeri* (2 „)
O. „ × *Cockerelli* (3 „)
O. Hookeri × *biennis Chicago* (3 „)
O. Cockerelli × *biennis Chicago* (2 „)
O. Hookeri × *Cockerelli* (2 Gen.) Fig. 23 S. 58
O. Cockerelli × *Hookeri* (2 Gen.) Fig. 23 S. 58.

Es geht aus dieser Zusammenstellung deutlich hervor, daß man der *O. muricata* hier wohl nicht einen entscheidenden Einfluß zuschreiben kann. Um so mehr als der *Rigida*-Typus ein sehr ausgesprochener und einheitlicher ist. Namentlich während der Blüte fällt er stets sofort durch bedeutende Höhe auf; überall überragen diese Bastarde im August und September nahezu alle anderen blühenden Formen des Versuchsgartens. Sie erreichen 2 m, wenn die andern erst 1,5 m haben usw.

Sie wachsen bis Anfang des Winters in derselben Weise weiter und lassen den Unterschied fortwährend größer werden. Sie sind kräftig, gut verholzt, wenig verzweigt, anscheinend unbehaart, mit langen dichten Rispen von *biennis*-ähnlichen, sich selbst befruchtenden Blumen und kleinen, steifen, samenreichen Früchten.



Fig. 36
Oenothera biennis × *Hookeri.*
I. Generation, Typus *Conica*, Sept. 1909.



Fig. 37
Oenothera muricata × *Hookeri.*
I. Generation, Typus *Rigida*, Sept. 1909.

§ 8. Zusammenstellung der Sexualtypen

Überblicken wir die in den vorhergehenden Paragraphen dieses Kapitels beschriebenen Bastarde, so fällt es auf, daß überall die einzelnen Merkmale in hohem Grade korrelativ miteinander verbunden sind. Dadurch entstanden Gruppen, welche wir Typen genannt haben. Jeder Typus ist ziemlich eng umschrieben und im Garten leicht kenntlich, aber dennoch unterscheiden die einzelnen Glieder jeder Gruppe sich stets

mehr oder weniger deutlich voneinander. Wir haben vier solche Typen unterschieden und zwar:

A. *Rubiennis:* stark, wie *Biennis,* aber meist rotbraun.
B. *Conica:* schwach, wenig verholzt, mit rinnigen Blättern.
C. *Gracilis:* fein, mit langen schmalen Blättern und dichten Trauben, ähnlich wie *O. cruciata.*
D. *Rigida*: hoch und schlank, mit langen dichten Trauben.



Fig. 38
Oenothera biennis Chicago × *Cockerelli.*
I. Generation, Typus *Rubiennis,* Sept. 1909.

Als wichtigsten Unterschied können wir dabei die Breite der Blätter auffassen, und annehmen, daß die übrigen Merkmale sich an diese anschließen. Der *Rubiennis*-Typus ist breitblätterig, die drei übrigen sind schmalblätterig. Betrachten wir nun die einzelnen Fälle von diesem Gesichtspunkte aus, so können die Bastardtypen offenbar aus den drei folgenden Kombinationen herrühren: 1. breit × breit, 2. breit × schmal und schmal × breit, 3. schmal × schmal. Wo die breite Blattform in die Verbindung eintritt, hat sie überall das Übergewicht und bedingt sie stets denselben Typus, den der *Rubiennis.* Dieser aber rührt experimentell her von dem männlichen Sexualtypus der *O. biennis* und von den weiblichen Sexualtypen der *O. biennis Chicago* und der *O. cruciata.* Es geht dies aus der folgenden Übersicht hervor:

I. *Rubiennis* (niedrige Form)

A. breit × breit:	*O. bi. Chicago*	× *biennis*
	O. cruciata	× *biennis*
B. schmal × breit:	*O. Hookeri*	× *biennis*
	O. Cockerelli	× *biennis*[1])
	O. muricata	× *biennis*[1])

[1]) *Rubiennis* im Habitus, aber nicht in der Farbe.

II. *Rubiennis* (hohe Gestalt)

C. breit × schmal: *O. cruciata* × *bi. Chicago*
O. „ × *Hookeri*
O. „ × *Cockerelli*
O. bi. Chicago × *Hookeri*
O. „ „ × *Cockerelli.*

Nur *O. cruciata* × *muricata* macht bis jezt eine Ausnahme, da sie schmalblättrig ist, und nach obigem breitblätterig sein sollte. Es beruht dieses vermutlich auf irgend einer noch unbekannten Korrelation.

Verbindet man die schmalblätterigen Sexualtypen unter sich, so erhält man, wie zu erwarten ist, schmalblätterige Bastarde. Es ist dabei gleichgültig, ob man isogame Arten, oder die schmalblätterige Seite heterogamer Arten wählt. Für den *Rigida*-Typus geht dieses aus der S. 80 gegebenen Übersicht hervor; für die beiden anderen Fälle haben wir:

Conica-Typus	*Gracilis*-Typus
O. bi. × *bi. Chicago.*	*O. bi.* × *cruciata.*
O. bi. × *Hookeri.*	*O. bi.* × *muricata.*
O. bi. × *Cockerelli.*	

Schließlich wollen wir diese Betrachtungsweise auf die ursprünglichen Arten selbst anwenden, um dadurch zu einer kurzen Charakteristik ihrer beiden Sexualtypen zu gelangen. Wir finden dann:

A. Isogame Arten (schmal × schmal)
  O. Hookeri (schmalblätterig)
  O. Cockerelli („)

B. Heterogame Arten.
  1. breit × schmal
    O. biennis Chicago (breitblätterig).
    O. cruciata (Typus *Gracilis*)
  2. schmal × breit
    O. biennis L. (breitblätterig).
  3. schmal × schmal
    O. muricata L. (schmalblätterig).

Weshalb die *O. cruciata* hier wie in ihrem oben erwähnten Bastard mit *O. muricata*-Pollen eine Ausnahme von der Regel macht, bleibt noch zu ermitteln.

Alle die beschriebenen Bastarde stellen nun Mittelbildungen zwischen den beiden für die Kreuzung benutzten Sexualtypen ihrer Eltern dar, und bei heterogamen Arten kann der andere Sexualtypus offenbar auf ihre Merkmale keinen Einfluß haben. Die Mittelbildungen halten in der Regel nicht genau die Mitte zwischen jenen Typen, sondern es überwiegt bisweilen der eine, ein anderes Mal der andere. Sie sind mehr oder weniger patroklin bezw. matroklin. Jedoch entzieht sich die Frage, wie das theoretisch mittlere Bild genau aussehen würde, einstweilen noch unserer Beurteilung.

Mit ganz vereinzelten Ausnahmen stellen diese Bastarde konstante Rassen dar, welche sich im Lauf der Generationen unverändert erhalten und meist ausreichend fruchtbar sind. Spaltungen in der zweiten Generation bedingt bis jetzt nur *O. Hookeri* in Verbindung mit den breitblätterigen Sexualtypen (vgl. Kapitel 4 dieses Abschnittes).

§ 9. Buntblätterige Bastarde.

In meiner Mutations-Theorie (II S. 102, u. a. a. O.) habe ich beschrieben, wie bisweilen unter den Nachkommen gewisser Kreuzungen Buntblätterigkeit in zahlreichen Exemplaren und in allen Graden der Ausbildung vorkommt. Das Beispiel war *O. cruciata varia* × *O. biennis*. Es hat sich diese Erscheinung seitdem für *O. cruciata Nutt.* × *O. biennis* wiederholt und außerdem auch in anderen Fällen. Da buntblätterige und gelbliche chlorophyll-arme Bastarde aus gewissen Kreuzungen von *O. Lamarckiana* entstehen, wie später beschrieben werden wird, so scheint es mir nicht unwichtig, noch weitere Beispiele anzuführen, in denen dieselbe Erscheinung unter den Bastarden älterer Arten eintritt. Ich wähle als solche die Kreuzungen von *O. strigosa* mit *O. biennis* und *O. muricata*[1]).

Ist *O. strigosa* der Vater, so sind die Nachkommen durchaus grün und kräftig, ohne Spur von Bunt. Ich machte die Kreuzungen 1909 und erzog aus deren Samen je 300 Keimpflanzen, welche sämtlich grün waren und von denen ich für *O. biennis* × *strigosa* 60 und für *O. muricata* × *strigosa* 59 Exemplare auspflanzte und weiter kultivierte. Sie waren intermediär zwischen ihren Eltern, aber beide mit vorherrschenden *Strigosa*-Eigenschaften oder patroklin. Von einander waren sie namentlich in der Farbe und der Form des Laubes verschieden. Diejenigen, welche *O. biennis* zur Mutter hatten, waren, wie diese, grasgrün; die Abkömmlinge der *O. muricata* besaßen aber deren bläulichgrüne Farbe.

Ist *O. strigosa* aber die Mutter, so sind die Keimlinge gelb und bunt. Auch diese Kreuzungen habe ich 1909 gemacht, die Samen aber erst 1912 ausgesät. *O. strigosa* × *muricata* gab 100 Keimpflanzen, welche fast ausnahmslos gelbe Kotylen hatten und vor oder nach der Anlage des ersten Blattes allmählich starben. Es gab ein buntgeflecktes und zwei grüne Keimlinge; von diesen starben zwei im Laufe des Juni, während nur eines ausreichend Chlorophyll hatte, um sich zu einer kräftigen Rosette zu entwickeln. Diese war zwischen beiden Eltern intermediär mit vorwiegenden *Muricata*-Eigenschaften.

O. strigosa × *biennis* umfaßt ein meiner Kultur etwa 300 Keimlinge, welche in allen Graden gelbfleckig waren, vom reinen Grün bis zu rein gelben Kotylen. Viele starben demzufolge früh, andere später, nur etwa

[1]) Derselbe Fall wurde oben bereits für *O. Cockerelli* × *biennis* beschrieben. Vgl. S. 66. Vgl. ferner für die Bastarde von *O. cruciata* S. 76 und von *O. muricata* S. 79.

ein Drittel bildeten gute Rosetten. 60 Exemplare waren kräftig genug, um ausgepflanzt zu werden und wuchsen weiter, um so rascher, je grüner sie waren. Abgesehen vom Bunt waren auch diese intermediär zwischen ihren Eltern, was namentlich an den wenigen rein grünen Individuen und den am wenigsten bunten zu sehen war. Die Blätter zeigten die Farbe, die braunen Punkte und die Randzähne der *O. biennis*. Auch diese Bastarde waren somit patroklin.

Nach gelegentlichen Erfahrungen kommt unvollständige Ausbildung des grünen Farbstoffes bei den Bastarden meiner Oenotheren ziemlich verbreitet vor. Die Samen der grünen Exemplare geben dann rein oder vorwiegend grüne Rassen, diejenigen der bunten Pflanzen aber eine bunte Nachkommenschaft[1]). Die einzelnen Fälle werde ich gelegentlich der betreffenden Kreuzungen zu erwähnen haben.

Hauptsache ist aber, daß die Erscheinung nicht nur bei den Bastarden der *Lamarckiana* und deren Derivate mit gewissen älteren Arten, sondern auch bei den Kreuzungen der letzteren miteinander vorkommt.

Kapitel III

Doppeltreziproke Bastarde

§ 1. Beweise für die Heterogamie

Der Satz, daß in *Oenothera biennis L.* und *O. muricata L.* die Erbschaften der männlichen Sexualzellen, wenigstens zu einem wesentlichen Teile, andere sind als diejenigen der weiblichen Elemente, läßt sich am besten durch das Studium ihrer doppeltreziproken Bastarde beweisen. Offenbar bezieht er sich nur auf Artmerkmale, nicht auf diejenigen der Gattung oder der Untergattung *(Onagra)*; und ebenfalls nicht auf die Merkmale der höheren Gruppen. Auch für die differentiellen Artmerkmale gilt er wohl nicht ausnahmslos, und ich habe bereits mehrfach hervorgehoben, daß namentlich die Blumenblätter Ausnahmen darstellen. Theoretisch wäre ja auch jede einzelne Eigenschaft für sich zu betrachten, doch walten starke und vorläufig nicht näher bekannte Korrelationen vor, welche die Durchführung des Prinzips erschweren.

In diesem Kapitel beschränke ich mich auf die beiden genannten Arten, da sie die Erscheinung der Heterogamie am ausgeprägtesten zeigen (vergl. S. 31).

Betrachten wir zuerst die Art und Weise, in welcher die doppeltreziproken Mischlinge als Beweise für den Satz der Heterogamie verwandt werden können. Sie sind die Mischlinge, welche aus der Kreuzung zweier reziproken Bastarde entstehen. Nehmen wir B = *Biennis* und M = *Muricata*, so sind die beiden Bastarde B × M

[1]) Vergl. für die Bastarde von *O. Hookeri* Abschn. III, Kap. II § 4.

und M × B einander ungleich; diese Tatsache ist überhaupt der Ausgangspunkt für die ganze Untersuchung. Sie werden als reziproke bezeichnet; kreuzt man sie miteinander, so erhält man die doppeltreziproken Bastarde BM × MB und MB × BM. Man kann in diesen Formeln die erste und die vierte Stelle als *peripherische*, die zweite und die dritte als *zentrale* andeuten. Im doppeltreziproken Bastard sind nun die Eigenschaften des peripherischen Elters (also B in der ersteren und M in der letzteren Formel), teils rein in der weiblichen Linie, teils rein in der männlichen Linie vererbt. Diejenigen des zentralen Elters aber nicht, sie mußten in der zweiten Kreuzung durch das andere Geschlecht übertragen werden als in der ersteren, wie aus der Formel leicht abgeleitet werden kann. Ist dieses nun für gewisse Merkmale unmöglich, so können diese offenbar auf den doppeltreziproken Bastard nicht übergehen; ist es für die ganze oder nahezu die ganze Gruppe der Artmerkmale unmöglich, so wird BM × MB = (oder nahezu =) B × B = B. Ebenso wird in diesem Falle MB × BM = M × M = M. Mit anderen Worten: der doppeltreziproke Bastard zwischen *O. biennis* und *O. muricata* ist entweder rein *O. biennis*, oder nur *O. muricata*, abgesehen von den Blumenblättern. Umgekehrt gilt die Schlußfolgerung auch, und aus der Erfahrung, daß MB × BM = M und BM × MB = B ist, wird somit auf die Heterogamie geschlossen werden dürfen.

Dieses Prinzip erlaubt mehrfache Abänderungen, welche zur Bestätigung benutzt werden können. So muß z. B. offenbar auch B × MB = B sein; ich nenne diesen Bastard den sesquireziproken. Ebenso müssen BM × M = BM und gleichfalls BM × M × M × M (usw.) = BM sein. Ich habe auch diese Fälle studiert und nenne sie die iterativen Bastarde. Schließlich kann man B und M einzeln oder zusammen mit weiteren Arten kombinieren; überall wo der eine von ihnen nur die zentralen Stellen einnimmt, muß er ausgeschaltet werden. So muß z. B.:

O. (strigosa × B) × (B× strigosa) = O. strigosa und
O. (Lamarckiana × B) × (M × Lamarckiana) = O. Lamarckiana

sein. Solche Fälle werde ich als subternäre[1]) bezw. als quaternäre Bastarde aufführen.

Wie wir sehen werden, hat die Erfahrung alle diese Folgerungen bestätigt, und zwar mit der stets wiederkehrenden, bereits mehrfach erwähnten Ausnahme der Blumenblätter.

Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, über eine Erklärung dieser Erscheinung Versuche zu machen. Allerdings kann man sie bequem zurecht legen, wenn man von gewissen Tatsachen und Voraussetzungen ausgeht. Die fragliche Tatsache ist die partielle Sterilität der betreffenden Arten. Ihre Samenknospen sind in jeder Kapsel etwa zur Hälfte befruchtungsfähig, zur anderen Hälfte aber nicht. Diese letzteren sind rudimentär, vertrocknen nach der Blüte ohne weiteres Wachstum und

[1]) Ternäre Bastarde sind die aus drei Arten abgeleiteten; subternäre Bastarde sind die aus zwei Arten in dreifacher Verbindung entstandenen usw.

bilden in der reifen Frucht einen feinen blaßbraunen Staub zwischen den Samen. Ebenso schlagen in den Staubfäden etwa die Hälfte der Pollenkörner fehl; sie werden taub. Diese Erscheinung ist in der Familie der *Onagraceae* sehr weit verbreitet[1]).

Man kann nun eine Reihe von Annahmen machen. In den Zellkernen einer reinen *Biennis*-pflanze liegen die von der Mutter und die vom Vater geerbten Eigenschaften nebeneinander. Wir können nun annehmen, daß diese bei der Bildung der Sexualzellen, soweit sie heterogam sind, derart getrennt werden, daß die eine Tochterzelle nur die väterliche, die andere nur die mütterliche Erbschaft bekommt. Gelangen nun im Pollen die mütterlichen Erbschaften immer in die taub werdenden Körner, so enthält der lebenskräftige Blütenstaub nur die väterlichen Potenzen. Genau so für die Eizellen, diese werden rein mütterlich sein, falls diejenigen Samenknospen, deren Eizelle die väterliche Erbschaft bekommen hat, rudimentär werden.

Unter diesen Voraussetzungen werden die reinen Arten sich also in gewissem Sinne wie Bastarde verhalten, da die beiden Hälften ihrer Zellkerne ungleiche Potenzen führen. Ihre Konstanz ergibt sich aber aus unseren, für alle Generationen geltenden Voraussetzungen von selbst. Ebenso läßt sich das Verhalten der Bastarde in einfacher Weise erklären, namentlich aber der Erfahrungssatz, daß die latenten Eigenschaften des Pollens nicht von der Mutter, und die in den Samenknospen befindlichen Erbschaften nicht von dem Vater auf einen Bastard übertragen werden können.

Es leuchtet ein, daß diese Erklärung nicht die einzig mögliche ist; auch läßt sie sich nur auf Pflanzen mit zur Hälfte rudimentären Samenknospen und Pollenkörnern anwenden. Namentlich ist aber zu bemerken, daß die gemachten Annahmen selbst zu ihrer Erklärung mehrerer weiterer Hülfshypothesen bedürfen. Doch lohnt es sich jetzt noch nicht, weitere Möglichkeiten auszuarbeiten[2]).

§ 2. Doppeltreziproke Bastarde

Tafel IX—XII.

Wenn die beiden reziproken Bastarde zwischen zwei Arten einander ungleich sind, kann man sie wiederum miteinander kreuzen. Man erhält dann Mischlinge von der Formel AB × BA. Diese nenne ich doppeltreziproke (§ 1).

---

[1]) J. M. Geerts, Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana* 1909.

[2]) Während des Druckes erschien eine Mitteilung von Richard Goldschmidt: Die Merogonie der Oenotherabastarde und die doppeltreziproken Bastarde im Archiv für Zellforschung, 9. Bd., 2. Heft, S. 331—343. In diesem Aufsatz wird das Verhalten der doppeltreziproken Bastarde auf Patroklinie zurückgeführt und diese selbst durch ein Verschwinden der mütterlichen Kerne bei der Bastardbefruchtung erklärt. Die Arbeit eröffnet der Forschung eine ganze Anzahl wichtiger Fragen und Untersuchungen.

Bevor ich diese Kreuzungen gemacht habe, erwartete ich, von anderen theoretischen Gründen ausgehend, daß es auf diesem Wege vielleicht gelingen würde, einen genau intermediären Bastard herzustellen. Dieser würde dann nicht nur die Mitte zwischen den beiden Eltern halten, sondern die beiden Typen AB × BA und BA × AB sollten dann einander gleich sein. Die intermediäre Form, welche bei anderen Kreuzungen sogleich in der ersten Generation erhalten wird, würde dann hier gleichsam erst in zweiter Stufe erreicht werden.

Die Erfahrung hat mich aber gelehrt, daß dem nicht so ist. Ich habe die Kreuzungen in den verschiedensten Weisen ausgeführt und alle wünschenswerten Kombinationen der beiden Eltern *O. biennis* und *O. muricata* hergestellt. Auf keinem Wege bin ich zu einem genau intermediären Typus gelangt. Es zeigte sich im Gegenteil, daß gar keine weiteren Typen vorkommen. Hat man einmal, neben den beiden Eltern, die beiden ersten reziproken Bastarde erhalten, so hat man auch die Reihe der möglichen Formen erschöpft. Weitere Stufen gibt es nicht.

Es kommen dabei zwei Fälle vor. Teils sind die erhaltenen Bastarde den beiden bereits beschriebenen gleich, teils aber gleichen sie den Eltern. Es hängt dieses von der Art und Weise der neuen Kombination ab. Ich habe alle die unten zu beschreibenden Bastarde von der Kreuzung bis zur Samenreife und bis zur völligen Ausbildung der Rosetten von Wurzelblättern der zweijährigen Individuen und manche auch bis zum Abschluß des zweiten Sommers genau miteinander verglichen. Unterschiede kommen dabei gelegentlich vor und oft täuscht das raschere Wachstum bei etwas früherer Aussaat oder nach günstigeren Keimungsbedingungen anscheinende Formdifferenzen vor; diese gleichen sich aber aus, sobald die betreffenden Wachstumsunterschiede in den Hintergrund treten.

Allerdings sind die Unterschiede zwischen den vier Haupttypen geringe und in gewissen Altersstufen Zweifeln ausgesetzt, und als ich die Kreuzungen ausführte, habe ich oft gefürchtet, daß die Merkmale der zu erwartenden Bastarde nicht hinreichend klar ans Licht treten würden, um sichere Schlüsse zu gestatten. Mit dem alljährlichen Studium der nämlichen Formen steigert sich aber auch die Kenntnis der entscheidenden Details und häufig kommt es vor, daß man im ersten Jahre der Kultur Differenzen übersieht, welche später als völlig zuverlässige Merkmale benutzt werden können.

Das Hauptresultat ist somit folgendes: Es gibt zwischen *O. biennis* und *O. muricata* nur vier Bastard-Typen. Zwei von diesen sind den beiden Eltern wesentlich gleich, die beiden andern aber gleichen den auf Taf. IX und X dargestellten primären reziproken Mischlingen. Diese Identität bezieht sich nicht nur auf die morphologischen Eigenschaften, und zwar während aller Altersstufen, sondern auch auf die physiologischen, namentlich auch auf die wichtigen Vorgänge der Keimfähigkeit, der Wachstumsgeschwindigkeit und der Fertilität. Auch das numerische Verhältnis zwischen den ein- und zwei-

jährigen Individuen unter den Nachkommen einer einzigen Mutterpflanze wird von weiteren Kreuzungen nicht geändert. Die Bastarde von den Typen *Biennis* und *Muricata* × *biennis* liefern immer mehrere, diejenigen von den Typen *Muricata* und *Biennis* × *muricata* immer nur wenige, und oft gar keine zweijährigen Pflanzen. Doch hängt dieses Verhältnis vorwiegend von der Kultur und namentlich von der Zeit des Auspflanzens ab.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen, welche sich auch auf die in den beiden folgenden Paragraphen zu behandelnden Kombinationen beziehen, komme ich zur Beschreibung der eigentlichen doppeltreziproken Kreuzungen. Offenbar sind davon zwischen den beiden fraglichen Arten nur zwei Typen möglich, welche als AB × BA und BA × AB, oder vielleicht zweckmäßiger als MB × BM und BM × MB angedeutet werden können. Auf Grund dieser Formeln kann man die Großeltern als zentrale und peripherische unterscheiden (S. 86). So wäre z. B. in der letzteren Formel (BM × MB) *O. muricata* der zentrale Großelter und *O. biennis* der peripherische.

Mit dieser Nomenklatur läßt sich nun das Ergebnis meiner Versuche in einfacher Weise ausdrücken: In doppeltreziproken Kreuzungen heterogamer Arten werden die Eigenschaften des zentralen Großelters eliminiert, und die Bastarde gleichen dem peripherischen Großelter. Offenbar gilt dieses nur für die wirklich heterogamen Merkmale und nicht für etwaige isogame. Aber bei *O. biennis* und *O. muricata* treten die letzteren jedenfalls so sehr in den Hintergrund, daß sie bei den hier zu besprechenden Versuchen sich gar nicht verraten[1]).

O. (*biennis* × *O. muricata*) × *O.* (*muricata* × *biennis*). Diese Kreuzung habe ich im Sommer 1908 ausgeführt, indem ich ein Exemplar der ersten Generation des erstgenannten Bastardes befruchtete mit dem Blütenstaub eines Individuums, welches gleichfalls einer ersten Generation aber des anderen Bastardes angehörte. Die als Mutter gewählte Pflanze war einjährig, der Vater aber war als Rosette überwintert worden und blühte somit 1908 in seinem zweiten Lebensjahre. Ich erhielt nur eine geringe Ernte (0,2 ccm), aus der im ganzen nur 33 Exemplare keimten. Von diesen haben im ersten Sommer 25 geblüht, drei starben und fünf blieben Rosetten bis zum Winter.

Als die jungen Keimlinge im April in den Holzkasten ausgepflanzt wurden, zeigte sich bereits, daß sie alle einförmig waren und den Typus *O. biennis* aufwiesen. Dieses trat später, als sie auf das Beet kamen, noch schärfer hervor und wurde mit zunehmender Entwickelung immer deutlicher. Im Juni, noch bevor die Stengel emporzusprossen begannen, waren die Merkmale der *O. biennis* völlig klar und rein, sogar die kleinen runden auf den Blättern zerstreuten braunen Fleckchen fehlten nicht. Eine Verwechselung mit dem Typus des Vaters: *O. muricata* × *biennis* war schon damals nicht mehr möglich. Im Juli und August blühten sie und im September reiften sie ihre Samen, und während dieser Zeit waren sie in jeder Hinsicht der *O. biennis* völlig gleich, ohne etwa von dieser in der Richtung von *O. muricata* × *biennis* abzuweichen. Ebenso verhielten sich die oben besprochenen Rosetten.

---

[1]) Anders verhält es sich bei manchen Kreuzungen dieser beiden Arten mit großblumigen Formen, in denen die Größe der Petalen sich den Regeln der heterogamen Merkmale nicht fügt, (vergl. das folgende Kapitel).

Einige Exemplare wurden während der Blüte in Pergamiubeutel gehüllt, und aus ihren rein befruchteten Samen erhielt ich 1910 die zweite Generation. Diese zeigte keine Spaltung, sondern war einförmig und der ersten völlig gleich. Im ganzen hatte ich 60 Pflanzen, von denen 28 geblüht haben. Sie erreichten eine Höhe von etwa 1 M. Während des Sommers und bei der Samenreife wurden sie wiederholt mit *O biennis* von reiner Abstammung verglichen, aber es zeigten sich keine Differenzen, weder in den blühenden Pflanzen, noch in den Rosetten von Wurzelblättern.

Zu bemerken ist namentlich, daß mit der Herstellung des reinen großelterlichen Typus auch die Fertilität, welche ja in den Eltern bedeutend herabgesetzt war, wieder völlig die normale der *O. biennis* geworden war.

O. (muricata × biennis) × O. (biennis × muricata). Diese Kreuzung wurde 1908 zwischen den beiden nämlichen Gruppen von Pflanzen ausgeführt wie die oben erwähnte reziproke. Sie ergab gleichfalls eine geringe Ernte und ich erhielt nur 62 Keimpflanzen, welche im April sämtlich in den Garten ausgepflanzt wurden und von denen 53 blühten und Früchte ansetzten, während einige durch Insektenfraß verloren gingen. Diese 53 Pflanzen waren durchaus einförmig, weder der Mutter, noch dem Vater ähnlich, sondern rein *O. muricata.* Es zeigte sich dieses bereits an den jungen Keimpflanzen in den schmalen Blättern, trat aber im Laufe des Wachstums immer klarer zutage. Auch näherte sich der Typus nicht etwa einem der Eltern, noch auch der Mitte zwischen den beiden Großeltern. Während des ganzen Sommers und namentlich während der Blüte und beim Reifen der Früchte wurden sie genau studiert. Sie waren reine *O. muricata*, auch war die große Fruchtbarkeit dieser Art wieder völlig hergestellt worden.



a b c d

Fig. 39.

Untere Stengelblätter im Anfang Juli 1910. Jedes Blatt ist typisch für die betreffende Pflanze.

a *Oenothera (biennis × muricata) × (muricata × biennis).* b *Oen. muricata × biennis.* c *Oen. biennis × muricata.* d *Oen. (muricata × biennis) × (biennis × muricata).*

Von zwei Exemplaren erntete ich die Samen nach reiner Selbstbefruchtung. Aus diesen erhielt ich 1910 die zweite Generation. Sie war einförmig, zeigte keine Spaltung und war wiederum der *O. muricata* in jeder Hinsicht gleich. Es waren 30 blühende Pflanzen und ebensoviele, welche im Juni als Rosetten entfernt worden waren. Die Gruppe war völlig einjährig, wie die *O. muricata* und trug ebenso reichlich Früchte und Samen, wie diese.

Das Ergebnis der mitgeteilten Versuche ist somit:

O. (biennis × muricata) × O. (muricata × biennis) = O. biennis
O. (muricata × biennis) × O. (biennis × muricata) = O. muricata

In jeder der beiden Gruppen sind die doppeltreziproken Bastarde einförmig; sie erhalten sich so in der zweiten Generation, ohne etwa eine Spaltung aufzuweisen. Sie haben nicht die stark geschwächte Fertilität ihrer Eltern, sondern die hohe Fruchtbarkeit der großelterlichen Arten.

Die doppeltreziproken Bastarde kehren dabei zu dem Typus des peripherischen Großelters zurück; die Merkmale des zentralen Vorfahren werden einfach ausgeschaltet.

Diese Erscheinungen lassen sich nur erklären, wenn man annimmt, daß in *O. biennis* und in *O. muricata* die Eizellen andere erbliche Eigenschaften auf die Nachkommen übertragen als der Blütenstaub. Allerdings braucht dieses nicht von den generischen und den sonstigen, beiden Arten gemeinschaftlichen Eigenschaften zu gelten, aber auf diese haben wir bei unserer Diskussion keine Rücksicht zu nehmen. Es handelt sich nur um die Differenzpunkte, und zwar eigentlich nur um jene, welche den Typus der beiden primären Bastarde bestimmen.

Nach der vorgeschlagenen Annahme hat *O. biennis* × *muricata* in ihren Eizellen im latenten Zustande die reinen Eigenschaften der *O. biennis*, aber in ihrem Pollen diejenigen der *O. muricata*. Bei der Selbstbefruchtung findet also eigentlich eine neue Kreuzung der beiden mütterlichen Arten statt; sie gibt jedesmal dieselbe Mischung von Merkmalen und führt in dieser Weise zur Gleichheit der aufeinander folgenden Generationen. Denn in jeder Generation wiederholt sich die Trennung der Eigenschaften bei der Ausbildung der Sexualzellen und ihre Verbindung bei der Befruchtung. Die Konstanz solcher heterogamen Bastarde ist somit eine andere als in den gewöhnlichen Fällen reiner Rassen. Und dieses wird am einfachsten dadurch bewiesen, daß die Fruchtbarkeit, d. h. der Samenansatz und die Keimkraft der gebildeten Samen sich im Laufe der Generationen nicht ändern.

Dasselbe gilt offenbar für *O. muricata* × *biennis*, in der die weiblichen Sexualzellen die Merkmale der *O. muricata*, die Pollenkörner aber diejenigen von *O. biennis* vertreten.

Befruchtet man nun eine Eizelle des letztgenannten Bastardes mit dem Pollen des reziproken, so verbindet man tatsächlich eine Eizelle mit den potentiellen Eigenschaften der *O. muricata* mit einem Spermatozoiden, der dieselbe Art rein vertritt. Man hat also *O. muricata* × *muricata* und darf somit nur eine reine *Muricata*-Nachkommenschaft erwarten. Dieses entspricht der Erfahrung.

Ebenso für die andere Kreuzung. Die Eizellen von *O. biennis* × *muricata* führen nur *Biennis*-Potenzen. Befruchtet man sie mit dem Pollen von *O. muricata* × *biennis*, so überträgt man nur die latenten Eigenschaften von *O. biennis* auf sie. Die Verbindung wird also *O. biennis* × *biennis*, und die Nachkommenschaft ist reine *Biennis*.

Bei dieser Auseinandersetzung habe ich keine Rücksicht darauf genommen, daß sowohl bei *O. biennis* als bei *O. muricata* die latenten erblichen Eigenschaften im Pollen andere sind als in den Eizellen. Dieses geht ja nicht aus den doppeltreziproken, sondern aus der Ungleichheit der reziproken Bastarde hervor. Die neuen Versuche beweisen wesentlich nur, daß in diesen Bastarden keine Vermischung der väterlichen und der mütterlichen Eigenschaften stattfindet, oder wenigstens

daß, wenn solches der Fall sein sollte, das Gemenge bei der Bildung der Sexualzellen wieder völlig entmischt wird.

§ 3. Sesquireziproke Bastarde.

Aus dem Ergebnis der Versuche des vorhergehenden Paragraphen kann man folgern, daß die doppeltreziproken Kreuzungen in bestimmter Weise vereinfacht werden können, ohne daß dadurch der Erfolg geändert würde. Es führt dieses zu einer Reihe von Kontroll-Versuchen, welche ich jetzt beschreiben will.

Ist nämlich BM × MB = B, so wird offenbar auch B × MB = B und ebenso BM × B = B sein. Dieselbe Schlußfolgerung leitet ferner zu M × BM = M und MB × M = M. Ich nenne diese Kreuzungen, welche die beiden Großeltern nicht doppelt, sondern anderthalbfach zusammenführen, sesquireziproke. Sie bestehen somit aus Kreuzungen des Bastardes mit einer der beiden mütterlichen Arten und zwar in der Weise, daß in der Kreuzungsformel eine Art als zentraler und die andere als peripherischer Elter verbunden werden, also genau so wie bei den doppeltreziproken Verbindungen.

Die Versuche sind ebenso leicht auszuführen wie die bereits erwähnten. Sie haben selbstverständlich nicht eine so volle Beweiskraft als jene, sollen aber auch nur zur Bestätigung dienen. Diese haben sie aber vollständig erbracht.

Ich werde jetzt die vier Fälle einzeln vorführen.

O. (muricata × biennis) × O. muricata. Diese Kreuzung habe ich zwei Male ausgeführt. Einmal 1899, zu anderen Zwecken, das andere Mal, 1908, für die Beantwortung der oben gestellten Frage. Der Erfolg war in beiden Fällen der nämliche; die erhaltenen Bastarde verhielten sich in jeder Hinsicht wie reine *O. muricata.* 1899 wählte ich einige Exemplare der dritten Generation meiner damaligen Bastardrasse und befruchtete sie mit *O. muricata* (Mut. Theorie II, S. 81). Ich erhielt eine einförmige Gruppe von Bastarden, welche über 400 junge Pflänzchen umfaßte. Von diesen wurden 160 ausgepflanzt und trieben Stengel; die meisten brachten es zur Blüte, Samen wurden aber nicht geerntet. In bezug auf Blätter, Blüten und Früchte, sowie auf die ganze Tracht waren sie reine *O. muricata*, wie an den steifen schmalen Blättern bereits wenige Wochen nach der Keimung deutlich zu sehen war.

Im Jahre 1908 wählte ich einen Bastard *O. muricata × biennis* aus der ersten Generation; er war zweijährig und als Rosette überwintert worden. Diesen befruchtete ich nach Kastrierung mit dem Pollen gleichfalls zweijähriger Individuen von *O. muricata.* Ich erhielt nur eine geringe Ernte, aus der nur 30 Samen keimten, welche aber alle im August und September des ersten Sommers blühende Pflanzen lieferten. Sie hatten die schmalen Blätter, die bläulichgrüne Farbe, die dichten Rispen, die täglich in großer Zahl sich öffnenden aufgerichteten kleinen Blüten und alle die sonstigen Merkmale der reinen *Muricata.* Von zweien erntete ich selbstbefruchtete Samen und erhielt daraus 1910 die zweite Generation. Es waren sehr zahlreiche Keimpflanzen, von denen ich 30 bis zum Juli als Rosette und 30 andere bis zur Blüte und zur Fruchtreife erzog. Sie waren während der ganzen Lebensdauer von der reinen *O. muricata* nicht zu unterscheiden, durchaus einförmig, ohne Spaltung.

O. (biennis × muricata) × O. biennis. Für diese Kreuzung diente 1908 ein Exemplar der ersten Generation des Bastardes. Es war einjährig und seine Narben wurden mit dem Staub einer gleichfalls einjährigen *Biennis*-Pflanze belegt. Aus den Samen erzog ich 18 blühende und fruchtreife Pflanzen, 12 erwachsene und 30 junge

Rosetten, welche im Juli ausgerodet wurden. Sie hatten alle in jeder Hinsicht die Merkmale von *O. biennis*. Zwei selbstbefruchtete Pflanzen lieferten Samen für die zweite Generation, welche gleichfalls 60 Exemplare umfaßte, von denen 29 geblüht und Samen gebildet haben. Alle waren einförmig, ohne Spaltung und der *O. biennis* auf jeder Altersstufe durchaus gleich.

O. biennis × *O. (muricata* × *biennis)*. Diese 1909 ausgeführte Kreuzung lieferte, wohl infolge des schwachen Blütenstaubes des Bastardes, nur wenige Samen, aus denen ich nur 20 Keimpflanzen erhielt (1910). Bis auf eines haben diese alle geblüht und Samen getragen, obgleich sie nur schwach blieben. Ihre Merkmale und ihre Fruchtbarkeit waren diejenigen der *O. biennis*.

Dieselbe Kreuzung hatte ich auch früher, im Sommer 1899 durchgeführt. Aus den Samen erhielt ich 1900 im ganzen 80 Individuen von denen 28 im ersten Jahre und 4 im zweiten Jahre geblüht haben, während die übrigen im Winter als große Rosetten von Wurzelblättern ausgerodet wurden. Alle diese Pflanzen führten in den Blättern, der Infloreszenz, den Blüten und den Früchten in jeder Hinsicht die Merkmale der *O. biennis*. Von den vier zweijährigen Exemplaren erntete ich die Samen nach Selbstbefruchtung und säte 1902 von jeder der vier Proben einen Teil aus. Ich erhielt im ganzen 54 kräftige Pflanzen, von denen eine im ersten Sommer und neun im zweiten blühten. Diese und die Rosetten von Wurzelblättern waren alle einförmig, ohne Spur von Spaltung, und führten in allen Organen die Merkmale der *O. biennis*.

In dieser Linie war für die Kreuzung, welche den primären Bastard (*O. muricata* × *biennis*) lieferte, und welche im Sommer 1895 mit Blütenstaub von in den Dünen gepflückten Blütenknospen ausgeführt worden war, der Staub von *O. biennis sulfurea* benutzt worden. Dementsprechend haben alle Nachkommen stets nur mit schwefelgelben Blumen geblüht (vergl. S. 31 und 36).

O. muricata × *O. (biennis* × *muricata)*. Kreuzung von 1909. Ernte ausreichend, Samen sehr keimkräftig. Ich erzog 30 Exemplare bis zum Juli und 30 andere bis zur Samenreife im September und Oktober. Mit Ausnahme eines später zu beschreibenden schmalblätterigen Mutanten[1]) waren sie durchaus einförmig und zu jeder Jahreszeit und in jeder Hinsicht reine *O. muricata*.

Fassen wir jetzt die erhaltenen Tatsachen zusammen. Die vier möglichen Kombinationen der sesquireziproken Kreuzungen gaben das folgende Ergebnis.

	Kreuzung	Anzahl der Individuen		Typus
		1. Gen.	2. Gen.	
O. (muricata × *biennis)* × *O. muricata* .	1908	30 + 0	30 + 30	*muricata*
O. muricata × *O. (biennis* × *muricata)* .	1909	30 + 30	—	*muricata*
O. (biennis × *muricata)* × *O. biennis* . .	1908	18 + 42	29 + 31	*biennis*
O. biennis × *O. (muricata* × *biennis)* . .	1909	19 + 1	—	*biennis*

Dazu kommen noch die älteren 1899 ausgeführten Kreuzungen, welche dasselbe Ergebnis gaben. Die Zahlen geben die Anzahl der blühenden und der im Rosettenstadium ausgerodeten Exemplare an. Die Kulturen waren alle einförmig, und während des ganzen Lebens in allen Merkmalen, sowie auch in der Fruchtbarkeit dem einen Elter durchaus gleich.

Ein Blick auf die Tabelle ergibt sofort, daß die Eigenschaften des zentralen Großelters im Bastard ausgeschaltet werden, während diejenigen des peripherischen Großelters rein zur Schau kommen. Oder

[1]) Vergl. den letzten Abschnitt.

mit anderen Worten: es verhält sich bei der subternären Kreuzung der Bastard wie eine reine Art, und zwar wie seine Mutter, wenn man seine Eizellen, und wie sein Vater, wenn man seinen Pollen für den Versuch verwendet. Er trägt also die potentiellen Eigenschaften seiner beiden Eltern zwar in seinem Äußeren gemischt zur Schau, verbirgt sie aber in seinen Sexualzellen getrennt.

Die Versuche bestätigen somit die aus den doppelt-reziproken Kreuzungen abgeleiteten Folgerungen durchaus.

Einen weiteren Versuch habe ich mit *O. biennis* × *Millersi* gemacht, indem ich diesen konstanten Bastard mit dem Staub der *O. biennis* befruchtete (1911). Aus den gewonnenen Samen erzog ich 1912 eine Gruppe von 58 Pflanzen, von denen im Juli 25 geblüht haben, während die übrigen zu kräftigen Rosetten von Wurzelblättern heranwuchsen. Alle waren von Anfang an der *O. biennis* durchaus gleich, und blieben diesem Typus bis zum Ende treu, ohne in irgend einem Merkmal an die *O. Millersi* zu erinnern. Diese letztere wurde hier somit in ebenso vollständiger Weise aus dem sesquireziproken Bastard ausgeschaltet wie die beiden oben angeführten Arten. Neben dieser Kultur erzog ich die zweite Generation von *O. biennis* × *Millersi* und zwar in 70 Exemplaren, von denen etwa 20 geblüht haben (1912). Sie war der ersten völlig gleich und wiederholte, wie diese, den Typus des Vaters *O. Millersi* mit nur geringen Abweichungen.

§ 4. Iterative Bastarde.

Dieselbe Bestätigung liefern die übrigen Kombinationen, welche zwischen den binären Bastarden und ihren Eltern möglich sind. Es sind das diejenigen, in denen ein Bastard mit einer Art in der Weise verbunden wird, daß die beiden peripherischen Stellen in der Formel nicht von derselben, sondern von zwei Spezies eingenommen werden. Also MB × B, BM × M, B × BM und M × MB. Auch hier ist das Ergebnis, daß der zentrale Elter ausgeschaltet wird. Es entstehen somit Bastarde, welche dem hybriden Elter gleich sind: MB, BM, BM und MB. Die reinen Sexualzellen der Art treten einfach an die Stelle der nach unserer Vorstellung gleichfalls reinen Sexualzellen des Bastardes (vergl. Seite 91).

Es leuchtet ein, daß man in diesen Formeln die Kreuzung beliebige Male wiederholen kann. Man würde dann z. B. erhalten:

$$M \times M \times (M \times B)$$

usw., und das Ergebnis müßte dabei stets dasselbe bleiben, im vorliegenden Falle also = M × B sein. Ich werde unten einige solcher Kreuzungen anführen, um den Beweis für die Richtigkeit der Schlußfolgerung zu erbringen.

Hier möchte ich aber bemerken, daß man, nach sonstigen Erfahrungen, und namentlich nach denen Kölreuters, anzunehmen geneigt sein dürfte zu erwarten, daß durch diese iterativen Kreuzungen die eine Art im Bastard allmählich ein Übergewicht über die andere erlangen würde und daß es schließlich gelingen sollte, diese letztere bis zur Unkenntlichkeit in der Mischung hinabzudrücken. Hat doch Kölreuter in seinen Versuchen mit *Nicotiana* sich die Frage vorgelegt, wie viele sukzessive Kreuzungen zur Erreichung dieses Zieles erforderlich sein

würden. Aus diesem Grunde habe ich stets genau auf Abweichungen in der Richtung des doppelt oder dreifach benutzten Elters geachtet, aber mit Ausschluß der schwankenden Größe der Blumenblätter (welche ja auch sonst eine Ausnahme von den Regeln der heterogamen Merkmale darstellen) niemals eine Andeutung einer solchen Verschiebung beobachtet.

Es wird somit auch in den iterativen Bastarden, genau so wie in den doppelt- und sesquireziproken, der Einfluß des zentralen Elters einfach ausgeschaltet. Nur tritt an dessen Stelle die gleichnamige Art, anstatt der anderen Art, ein. Deshalb bleiben die iterativen Bastarde dem binären gleich.

Ich komme jetzt zur Beschreibung der einzelnen Versuche.

O. (*muricata* × *biennis*) × *O. biennis* habe ich zweimal dargestellt. Aus einer Kreuzung von 1899 hatte ich etwa 160 Bastarde, von denen etwa die Hälfte geblüht haben (*Mut. Theorie II*, S. 81). Alle diese Pflanzen waren unter sich gleich, und von der Mutterform *O. muricata* × *biennis* nicht merklich verschieden. Im Sommer 1909 wiederholte ich die Kreuzung, indem ich einige Individuen des oben beschriebenen binären Bastards mit dem Staub meiner *O. biennis* und andere mit dem Pollen meiner *O. biennis cruciata* befruchtete. Von beiden Kreuzungen erzog ich je 60 Kinder bis in den Sommer, ließ aber nur je 18 von ihnen weiter wachsen. Von diesen haben 6 und 13 geblüht und Früchte getragen, 1 und 3 zu spät ihren Stengel getrieben und 11 und 2 haben bis in den Winter im Rosettenstadium verharrt. Sie wuchsen dicht neben dem binären Bastard *O.* (*muricata* × *biennis*) und wichen von diesem zu keiner Jahreszeit und in keinem Merkmale ab.

O. muricata × (*muricata* × *biennis*). Kreuzung 1908. In der ersten Generation, 1909, hatte ich 30 Pflanzen, von den 23 geblüht haben, 2 zu spät sproßten und 5 Rosetten geblieben sind. Aus den rein befruchteten Samen der ersteren hatte ich 1910 die zweite Generation in 60 Exemplaren, von denen die Hälfte im Juli ausgerodet wurden, während die andere Hälfte bis in den Oktober geblüht und Früchte gereift haben. Es trat in keiner Hinsicht eine Spaltung ein; die Pflanzen waren in beiden Generationen sämtlich dem binären Bastarde, welcher zum Vergleich neben ihnen kultiviert wurde, gleich.

O. muricata × *muricata* × (*muricata* × *biennis*). In der ersten Generation des soeben beschriebenen subternären Bastardes habe ich seinen Pollen noch einmal auf die Narben von *O. muricata* gebracht und in dieser Weise 1910 den subquaternären Bastard von der angegebenen Formel erhalten und neben den übrigen kultiviert. Es waren nur 24 Exemplare; diese haben aber alle geblüht und sind sehr kräftig geworden. Sie waren den entsprechenden subternären und binären Bastarden von der ersten Jugend bis zur Fruchtreife durchaus gleich und auch von derselben geschwächten Fertilität. Wie jene erreichten sie eine Höhe von etwa 1,5 m und blühten nicht nur auf dem Hauptsproß, sondern auch auf mehreren Seitenzweigen.

O. biennis × (*biennis* × *muricata*). Kreuzung 1908. Die Samen gaben 1909 zusammen 30 Pflanzen, welche sämtlich geblüht haben. Einige von ihnen wurden künstlich befruchtet und lieferten in 1910 die zweite Generation. Diese umfaßte 60 Pflanzen, von denen 45 bis in den Juli kultiviert wurden, während von den übrigen 13 geblüht und 2 als Rosetten von Wurzelblättern den Winter erreicht haben. In beiden Generationen waren die Pflanzen von Anfang bis zur Samenreife einförmig und der *O. biennis* × *muricata* in jeder Hinsicht gleich. Eine Spaltung trat somit auch in der zweiten Generation nicht ein.

O. biennis × *biennis* × (*biennis* × *muricata*). Von dem soeben beschriebenen subternären Bastard habe ich 1909 den Staub auf die Narben von *O. biennis* gebracht. Ich erhielt eine ziemlich bedeutende Samenernte (1 ccm), wohl zum Teil, weil eine kräftige zweijährige Pflanze als Mutter gewählt wurde. Ich erzog 60 Pflanzen, von denen 14 geblüht haben. Diese und die Rosetten von Wurzelblättern habe ich ausführlich mit

den Eltern und Großeltern, namentlich mit B × BM und B × M verglichen, konnte aber keine Unterschiede ausfindig machen. Es hatte also die zweimal wiederholte Kreuzung mit *O. biennis* keinen merklichen Erfolg gehabt.

O. (*biennis* × *muricata*) × *muricata*. Kreuzung 1909. Die erste Generation, 1910, umfaßte 20 blühende Pflanzen, 10 Rosetten, welche bis in den Winter lebten und 30, welche Anfang Juli ausgerodet wurden. Im ganzen also 60 Individuen, welche ausnahmlos den Typus *O. biennis* × *muricata* trugen.

Von allen den beschriebenen iterativen Bastarden habe ich in meinen Notizen die wichtigsten Merkmale verzeichnet. Es lohnt sich aber nicht, diese Angaben hier zu wiederholen, namentlich weil in den betreffenden Jahren die Gruppen von den verschiedenen Formeln dicht nebeneinander wuchsen und somit während der ganzen Vegetationszeit sehr leicht miteinander verglichen werden konnten.

Zusammenfassung. Von der unendlichen Anzahl der möglichen iterativen Bastardkombinationen habe ich nur die vier Haupttypen und zwei abgeleitete Fälle (vierfache Verbindungen) ausgeführt. Auch habe ich nur in zwei Versuchen eine zweite Generation gezüchtet. Es schien mir dieses für meine Beweisführung durchaus genügend.

Iterative Bastarde

	Kreuzung	1. Gen.	2. Gen.	Typus
A. Dreifache iterative B.				
O. (muricata × biennis) × biennis	1899	80 + 80		MB
O. (muricata × biennis) × biennis	1909	6 + 53		MB
O. (muricata × biennis) × bi. cruc.	1909	13 + 47		MB
O. muricata × (muricata × biennis) . . .	1908	23 + 7	30 + 30	MB
O. biennis × (biennis × muricata)	1908	30	13 + 45	BM
O. (biennis × muricata) × muricata . . .	1909	20 + 40		BM
B. Vierfache iterative B.				
O. muri. × muri. × (muricata × biennis) . .	1909	24		MB
O. bien. × bien. × (biennis × muricata) . .	1909	14 + 46		BM

In den beiden vorletzten Reihen dieser Tabelle bedeutet die erste Zahl die blühenden Exemplare und die zweite die übrigen. In der letzten Reihe ist der Typus angegeben: MB = *O. muricata* × *biennis* und BM = *O. biennis* × *muricata*.

Hauptresultat ist, daß auch die iterativen Bastarde in der ersten Generation einförmig sind und sich in der zweiten nicht spalten. Sie haben das Merkmal ihres hybriden Elters; einen akkumulierenden Einfluß des artreinen Elters zeigen sie nicht. Diese Folgerungen beziehen sich auf die untersuchten Fälle und haben nur auf dem Gebiete der heterogamen Arten und Merkmale Geltung.

Speziell habe ich noch die Fruchtbarkeit der iterativen Bastarde in bezug auf diejenige des hybriden Elters untersucht. Ich verglich im Herbst 1909 auf Trauben von 10—12 künstlich selbstbefruchteten Blumen die Größe der Ernte und die Anzahl der daraus gekeimten Samen und fand beide Werte gleich (1 ccm und etwa 100—120 Keimpflanzen) für die Bastarde:

B × M; (B × M) × M; B × (B × M) und B × B × (B × M).
M × B; (M × B) × B; M × (M × B) und (M × B) × *Biennis cruciata*.

Die Fertilität eines heterogamen Bastardes wird hier also durch wiederholte Kreuzung mit einem der Eltern weder vermindert noch verbessert.

§ 5. Doppeltreziproke Kreuzungen von heterogamen Arten

Es bleibt uns jetzt zur Untersuchung die Frage übrig, ob *Oenothera biennis* und *O. muricata* die Erscheinung der Heterogamie nur bei Kreuzungen miteinander zeigen oder gleichfalls bei der geschlechtlichen Verbindung mit einer dritten Art.

Im vorigen Kapitel, über die heterogame Vererbung, haben wir die Bastarde unserer beiden Pflanzen mit einer Reihe von weiteren Arten kennen gelernt und von diesen können wir somit jetzt zu den doppeltreziproken schreiten.

Leider muß sich die Beantwortung dabei auf *Oen. biennis* beschränken, und zwar wegen der Unbrauchbarkeit der Pollen-Bastarde von *O. muricata* für weitere Versuche. Sie keimen nur zu oft gelb, sind zu schwach oder doch steril (S. 79). Eine Ausnahme macht nur die Verbindung mit *O. cruciata* (S. 79); diese zeigt aber eine zu unbedeutende Differenz von ihrem reziproken Bastard.

Es handelt sich somit darum, die doppeltreziproken Bastarde von *O. biennis* mit den vier mehrfach besprochenen Arten darzustellen. Und zwar nur so, daß dabei *O. biennis* die beiden zentralen Stellen in der Formel einnimmt. Denn nur dieses eröffnet die Aussicht, daß ihre Merkmale dabei ausgeschaltet werden und daß der doppeltreziproke Bastard einfach die Tracht und die Eigenschaften des anderen Elters zeigen wird, genau so, wie wir dieses oben in diesem Kap. § 2 S. 89 beschrieben haben. Bestätigt sich diese Erwartung, wenigstens in den wesentlichen Merkmalen, so wird daraus umgekehrt die Berechtigung des Satzes hervorgehen, daß die Regel der Heterogamie auch für diese Verbindungen ihre Gültigkeit behält.

Die vier betreffenden doppeltreziproken Kreuzungen habe ich im Sommer 1909 gemacht, und die erhaltenen Samen 1910 ausgesät. Die umgekehrten Verbindungen, in deren Formel *O. biennis* somit die peripherischen Stellen einnimmt, habe ich zwar auch studiert; ihre Ergebnisse haben aber für unseren jetzigen Zweck keine Bedeutung und sind teilweise sehr komplizierter Natur. Hier sei nur bemerkt, daß sie ihren reziproken Verbindungen niemals gleich waren.

Oen. (*bien. Chicago* × *biennis*) × (*biennis* × *bien. Chicago*). Die Kultur umfaßte 30 blühende Pflanzen nebst 50, welche nur bis nach dem Anfang der Stengelbildung im Juli beibehalten wurden. Bereits im Juni war es klar, daß alle 80 Exemplare unter sich gleich waren und sich in keiner Hinsicht von den rassenreinen Kulturen von *O. biennis Chicago* unterschieden. Die Wurzelblätter waren 15 cm lang, zahlreich, die Stengel fingen an zu treiben. Bereits dieses deutet auf Abwesenheit des Einflusses der vorwiegend zweijährigen *O. biennis* und auf Aktivität der Merkmale von *O. biennis Chicago*, welche unter allen meinen Arten und Bastarden stets zuerst im Frühling ihre Stengel ausbildet.

Form, Farbe und Oberfläche der Blätter waren genau so wie bei dieser Art. Auch später, am emporschießenden Stengel, verhielt es sich ebenso. Im Juli fingen sie zu blühen an und im August und September reiften sie ihre Früchte. Der Bau der Rispen, die Größe der Brakteen, die Gestalt der Blüten und Früchte waren dieselben wie bei *O. biennis Chicago*, von der eine Kultur auf einem benachbarten Beete stand. Die Blüten öffneten sich am Abend in derselben Weise und ebenso weit wie bei dieser Art, doch liegt hierin kein wesentlicher Unterschied von der *O. biennis* vor.

Oenothera biennis Chicago × (*biennis* × *biennis Chicago*). Derselbe Beweis läßt sich auch mit den beiden hierher gehörigen sesquireziproken Bastarden führen. Für die angeführte machte ich die Kreuzung 1910, und erzog 1911 im ganzen 60 Exemplare, von denen 25 geblüht haben. Sie waren nahezu 2 m hoch, mit den dichtbeblätterten Trauben und großen Brakteen der *O. bien. Chicago*, mit der sie auch sonst in allen Merkmalen übereinstimmten. Die zweite sesquireziproke Kreuzung (*O. bien. Chicago* × *biennis*) × *O. biennis Chicago* habe ich gleichfalls 1910 gemacht, und von ihr 1911 eine Kultur in demselben Umfang erzogen (60 Pflanzen, von denen ich 25 zur Blüte gelangen ließ). Auch diese waren während des ganzen Sommers einförmig; die Pflanzen, welche nicht blühen sollten, erreichten Anfang Juli eine Höhe von 60—70 cm, bei völliger Entfaltung der Merkmale der *O. bienn. Chicago*.



Fig. 40

Untere Stengelblätter, Anfang Juli 1910. Jedes Blatt typisch für die Pflanze.

a *Oenothera cruciata* × *biennis*, b *O. (bienn.* × *cruciata)* × *(cruciata* × *biennis)*, c *O. (cruciata* × *biennis)* × *(biennis* × *cruciata)*, d *O. biennis* × *cruciata*.

Oenothera (*cruciata* × *biennis*) × *biennis* × *cruciata*). Die Kultur umfaßte, genau wie die vorhergehende, 30 blühende und 50 jüngere Pflanzen. Es waren darunter bereits im April eine bedeutende Anzahl bunter Exemplare, eine Erscheinung, welche a bei den Bastarden meiner *O. cruciata* keineswegs selten ist. Auf 300 Keimlingen zählte ich deren 30, also 10 %, doch fangen manche Exemplare erst später an, diese Abweichung zur Schau zu bringen. Das Bunt war ein gelbes, in Sektoren zwischen dunklem Grün verteilt, und in allen Graden der Ausdehnung. Bei der Auswahl der erwähnten 80 Pflanzen für die Kultur wurden diese bunten so viel wie möglich entfernt. Im Juni waren die Wurzelblätter genau so gebaut wie diejenigen der reinen *O. cruciata*, ein Einfluß der *O. biennis* wäre leicht an der Farbe und der größeren Breite zu erkennen gewesen, fehlte aber durchaus. Anfang August fingen die 30 auf dem Beete gepflanzten Exemplare zu blühen an. Sie hatten die rotbraunen Stengel, die nutierenden Sproßgipfel, die schmalen welligen Blätter der *O. cruciata* und gleichfalls deren Blütenknospen und die vier freien, am Grunde etwas entfernten, sich nicht berührenden Kelchzipfelchen auf dem Gipfel der noch geschlossenen Knospen. Alles war einförmig und der reinen Art gleich. Nur die Petalen bildeten, wie gewöhnlich, eine Ausnahme. Zwar kehrten sie auf allen blühenden Pflanzen zum Typus der *Cruciata* zurück, und fehlte die herzförmige Gestalt der *O. biennis* während der ganzen Blütenperiode, aber nur auf einem Teil der Individuen (8 Exempl.) waren die Petalen rein linealisch; auf den übrigen (22 Expl.) waren sie mehr oder weniger verbreitert, und verrieten somit einen Einfluß der *O. biennis* deutlich. Im Sommer 1912 kultivierte ich eine zweite Generation in 60 Exemplaren, von denen etwa die Hälfte geblüht haben. Sie war der ersten durchaus gleich.

Oenothera (Cockerelli × biennis) × (biennis × Cockerelli). Die Kultur umfaßte 30 blühende oder fast blühende und ebenso viele im Juli ausgerodete Pflanzen. Bereits im Juni war es unzweifelhaft, daß sie den reinen Typus der *O. Cockerelli* trugen, ohne merklichen Einfluß der *O. biennis.* Während der Stengelbildung und der ganzen Blütezeit wurden sie dann regelmäßig mit den beiden elterlichen Arten verglichen: das Ergebnis blieb dabei dasselbe. Die bläulichgrüne Farbe des Laubes, die seitliche Umbiegung der jungen, noch nicht ganz erwachsenen Blätter, die in die Länge gedehnten Blütenknospen, die Gestalt der Blüten und Früchte seien besonders hervorgehoben.

Oenothera (Hookeri × biennis) × (biennis × Hookeri). Für diese Kreuzung benutzte ich die zweite Generation des ersteren (S. 65) und die erste des zweiten Bastardes. Und da sich *Hookeri × biennis* in der zweiten Generation spaltet, wählte ich ein Exemplar, welches den Typus *Rubiennis* hatte (vergl. Kap. II § 8, S. 82). Der Grund für diese Wahl war der Wunsch, eine Pflanze als Mutter für die doppeltreziproke Kreuzung zu wählen, welche die *Biennis*-Eigenschaften ebenso klar zur Schau trug wie die entsprechenden Mütter meiner drei vorherigen doppeltreziproken Bastarde.

Die Kultur umfaßte 30 Stengel und 30 Rosetten, wie auch sonst üblich. Alle Pflanzen waren einförmig, und zeigten die Merkmale der *O. Hookeri* in reiner Weise. Bereits im Juni war dieses deutlich, und in den schmalen, sehr langen und schlaffen Blättern sehr klar ausgesprochen. Während der Stengelbildung und auch später blieb das Verhalten genau dasselbe. Nur stellten auch hier die Petalen eine Ausnahme dar, indem sie von der für *O. biennis* normalen Größe bis zu derjenigen der *O. Hookeri* (d. h. von 1,5 bis zu 3 cm) fluktuierten. Und zwar individuell, denn es gab kleinblumige, mittelblumige und großblumige Exemplare, und keine, welche etwa auf demselben Stengel von 1,5 bis 3 cm variiert hätten.

Das Ergebnis dieser Versuche war somit das folgende:

A. Doppeltreziproke Kreuzungen von *O. biennis*

Kreuzung	Jahr	Kultur	Typus
O. (bien. Chic. × bi.) × (bi. × bien. Chic.)	1909	30 + 50	*O. bien. Chicago*
O. (cruciata × bi.) × (bi. × cruciata)	1909	30 + 50	*O. cruciata*
O. (Cockerelli × bi.) × (bi. × Cockerelli)	1909	30 + 30	*O. Cockerelli*
O. (Hookeri × bi.) × (bi. × Hookeri)	1909	30 + 30	*O. Hookeri*

B. Sesquireziproke Kreuzungen

O. bien. Chic. × (bien. × bien. Chic.)	1910	35 + 25	*O. bien. Chic.*
O. (bien. Chic. × bien.) × bien. Chic.	1910	35 + 25	*O. bien. Chic.*

In allen diesen Verbindungen wird somit *O. biennis*, weil sie die eine oder die beiden zentralen Stellen in der Formel einnimmt, aus dem Bilde des Bastardes ausgeschaltet. Und zwar in nahezu allen Eigenschaften, mit Ausnahme der Größe und der Form der Blumenblätter.

Fassen wir jetzt die erhaltenen Resultate nochmals, und zwar in Verbindung mit denjenigen des vorigen Paragraphen zusammen, so erhalten wir die nachstehende Übersicht.

Die spezifischen Merkmale der *Oenothera biennis L.* werden nur in ihrem Pollen von der einen Generation auf die andere übertragen. Dieses gilt sowohl für die Art selbst, wie für ihre sämtlichen bis jetzt studierten Bastarde. In den Eizellen werden ganz andere Eigenschaften den Nachkommen übermittelt. Sie sind in der reinen Art latent, werden in ihr niemals sichtbar. In einer Reihe von Bastarden dominieren sie aber über die antagonistischen Merkmale und treten dadurch in die Erscheinung. Solche Bastarde haben dann einen gemeinschaftlichen Typus,

den ich *Conica* nenne. Sie hat dicke kegelförmige Blütenknospen, rinnige Blätter und ist behaart. Zum *Conica*-Typus gehören auch die als *Velutina* bezeichneten Zwillinge von *O. Lamarckiana*, da auch hier die Merkmale des Vaters sich rezessiv verhalten.

Wiederholt man nun eine Kreuzung mit *O. biennis* in solcher Weise, daß man die Art zuerst als Vater benutzt, und darauf den erhaltenen Bastard als Mutter für eine Kreuzung mit einer anderen Form, so müssen offenbar die nur im Pollen vererbbaren Eigenschaften ausfallen. Ebenso werden, wenn man die Art als Mutter und den erhaltenen Bastard als Vater benutzt, die in dessen Eizellen erblichen Merkmale ausgeschaltet werden. Der neue Bastard wird sich verhalten als ob er gar nicht von der *O. biennis* abgeleitet wäre. Aus dieser Regel lassen sich die Ergebnisse zahlreicher Kreuzungen vorher berechnen.

Oder kurz: Die Merkmale des Großvaters werden nicht von der Mutter, diejenigen der Großmutter nicht vom Vater auf die Großkinder übertragen. Diese Erscheinung nenne ich die Heterogamie. Sie gilt für *O. biennis* für nahezu alle Eigenschaften mit Ausnahme der Blumenblätter (Form und Größe). Sie gilt gleichfalls für *O. muricata* und mit gewissen Beschränkungen für die weniger stark ausgeprägt heterogamen Arten wie *O. biennis Chicago* und *O. cruciata*.

Kapitel IV

Einseitig spaltende Bastarde

§ 1. Die spaltenden Bastarde

Die bisher beschriebenen Bastarde aus der Gattung *Oenothera* waren nahezu sämtlich einförmig und in den aufeinanderfolgenden Generationen konstant. Abgesehen von den später zu behandelnden Kreuzungen mit *Oen. Lamarckiana* habe ich nur drei Ausnahmen von dieser Regel gefunden. Diese habe ich allerdings in anderen Beziehungen bereits mehrfach erwähnen müssen; sie sollen jetzt eingehend beschrieben werden. Es handelt sich dabei stets um Spaltungen, welche erst in der zweiten Generation anfangen.

Die fraglichen Bastarde sind *O. Hookeri* × *O. biennis*, *O. biennis Chicago* × *O. Hookeri* und *O. cruciata* × *O. Hookeri*. Ihre reziproken Bastarde sind, soweit untersucht, einförmig und konstant. Es sind somit die drei in diesem Abschnitt, Kap. II, § 8, S. 83 als breitblättrige Sexualtypen unterschiedenen Eltern, jedesmal in Verbindung mit der schmalblättrigen und isogamen, kalifornischen Art *O. Hookeri*, welche auf Tafel VIII abgebildet worden ist. (Siehe auch Fig. 41.)

Die Bastarde selbst sind in den vorhergehenden Paragraphen bereits ausführlich beschrieben worden[1]). Sie gehören alle dem Typus *Rubiennis*

[1]) Vergl. S. 65 (Hk. × bi.), S. 74 (Ch. × Hk.), S. 77 (cru. × HK.).



Fig. 41
Oenothera Hookeri, Gipfel eines Hauptstammes. Ende Juli 1911.

an (S. 74 u. 82) und sehen einander auf den ersten Blick sehr ähnlich, namentlich die beiden, welche *Hookeri* zum Vater haben, unter sich. Sie sind von den reziproken Bastarden durchaus verschieden, indem *O. biennis* × *Hookeri* eine *Conica*-Form ist (S. 70 u. 71), *O. Hookeri* × *biennis Chicago* die hohe *Rigida*-Gestalt hat (S. 80) und *O. Hookeri* × *cruciata* bis jetzt nur gelbe und nach der Kreuzung bald absterbende Keimlinge lieferte (S. 79).



Fig. 42
Oenothera biennis Chicago × *Hookeri*, die beiden Typen dieses Bastards. Links Typus *Hookeri*, konstant; rechts der sich in jeder Generation spaltende Typus *Rubiennis*. Dritte Generation, August 1911.

Auf die zitierten Beschreibungen fußend, können wir die Besprechung der einzelnen Versuche verhältnismäßig kurz halten.

Oenothera Hookeri × *biennis*. Wie gesagt war die erste Generation (1908 und 1910) einförmig *Rubiennis*. Von dieser habe ich zu wiederholten Malen rein befruchtete Samen geerntet und ausgesät. Stets erhielt ich dabei 2 Typen, und zwar einen, der der Mutter gleich war, also wiederum *Rubiennis*, und einen, der in allen Merkmalen die Großmutter wiederholte, und von der reinen *O. Hookeri* fast nicht zu unterscheiden war. Dazu stets in annähernd gleichen Verhältnissen:

O. Hookeri × *biennis*, 2. Generation

Ernte	Aussaat	Umfang	*Rubiennis*	*„Hookeri"*
1908	1909	72	22 %	78 %
1908	1910	78	20 %	80 %
1909	1910	80	15 %	85 %

In dieser zweiten Generation habe ich rein befruchtete Samen, teils von *Rubiennis*, teils von *„Hookeri"*-Exemplaren geerntet. Die ersteren spalteten sich wieder, und zwar in dieselben beiden Typen und gaben 10 % *Rubiennis* und 90 % *„Hookeri"* im Sommer 1910 aus Samen von 1909 auf 72 Exemplaren. Die letzteren spalteten sich aber nicht; sondern wiederholten nur den *Hookeri*-Typus (1910, mit 140 Exempl., von denen etwa 60 geblüht haben). Im Sommer 1910 erntete ich wiederum Samen von beiden Typen; der erstere spaltete sich 1912 in derselben Weise, indem er auf 70 Pflanzen 7 % *Rubiennis*-Exemplare lieferte. Der *Hookeri*-Typus blieb aber in seiner dritten Generation konstant (72 Exempl.).

O. biennis Chicago × *Hookeri*. Samen der ersten, einförmigen Generation 1909 (S. 74) gaben in 1910 zwei Typen und zwar teils der Mutter gleich und also *Rubiennis*, und teils vom Großvater *O. Hookeri* fast nicht zu unterscheiden. Es waren auf 72 Pflanzen 34 % *Rubiennis* und 66 % *„Hookeri"*. Eine Wiederholung dieser Kultur aus Samen einer zweiten Mutter gab 45 % *Rubiennis* und 55 % *„Hookeri"*, auf 65 Pflanzen in 1912. Ich habe von beiden Gruppen aus der erstgenannten Kultur rein befruchtete Samen geerntet; die ersteren wiederholten die Spaltung genau, indem sie 1911 die beiden nämlichen Typen hervorbrachten. Ich habe diese Gruppe Ende August während der Blüte gezählt, da ich Grund hatte zu vermuten, daß einige schwache Rosetten, welche in den Zählungen des vorigen Jahres als *„Hookeri"* gezählt worden waren, sich bei der späteren Erstarkung und Entwickelung als *Rubiennis* hätten zeigen können. Doch war der Gehalt an *Rubiennis* nahezu derselbe. Ich fand auf 48 Exemplaren 46 % *Rubiennis* und 54 % *„Hookeri"*. Also wiederum etwa gleichviel Pflanzen von beiden Typen.



Fig. 43
Oenothera cruciata × *Hookeri*.
Die sich spaltende *Rubiennis*-Form.
Erste Generation, Sept. 1909.

Die Samen der *„Hookeri"*-Pflanzen der zweiten Generation wiederholten nur diesen Typus in der dritten. Es waren 70 Pflanzen, von denen 25 geblüht haben. In beiden Generationen gab es unter den *„Hookeri"*-Pflanzen viele, welche gelblich und dementsprechend schwach waren, manche unter ihnen konnten dadurch keinen Stengel treiben oder doch nicht zur Blüte gelangen. Diese Schwäche unterschied diese Bastard-Kulturen deutlich von denen der reinen Art.

O. cruciata × *Hookeri*. Die Samen der ersten Generation (1909) gaben 1910 eine Spaltung in den mütterlichen und den großväterlichen Typus, und zwar auf 79 Pflanzen 33 % *Rubiennis* und 67 % *„Hookeri"*. Eine Wiederholung dieser Kultur aus den Samen eines anderen Samenträgers gab in 1912 auf 68 Individuen 18 % *Rubiennis* und 82 % *„Hookeri"*. Im Sommer 1910 erntete ich Samen zweier *Rubiennis*-Pflanzen der zweiten

Generation. Daraus wiederholte sich die Spaltung 1912, indem auf 101 und 111 Exemplaren 39 % und 23 % *Rubiennis* waren und die übrigen den *Hookeri*-Typus trugen.

Fassen wir die beschriebenen Versuche jetzt übersichtlich, in der Form von Stammbäumen zusammen, so finden wir:



§ 2. Ursachen der Spaltungen

Durch weitere Kreuzungen habe ich nun versucht, die nächsten Ursachen dieser Spaltungen kennen zu lernen. Dabei habe ich mich im wesentlichen auf die Spaltungsprodukte von *O. Hookeri* × *biennis* beschränkt. Offenbar wird die Erklärung für die beiden anderen Fälle dieselbe sein, wie für diesen, insofern es sich um deren heterogame Eigenschaften handelt. Es handelte sich darum, die Spaltungsfähigkeit des Pollens und der Eizellen getrennt zu studieren, und zwar für die beiden Bastardtypen.

Der Blütenstaub von *Rubiennis* aus *Hookeri* × *biennis*, auf die Narben der aus derselben Kreuzung abgeleiteten *„Hookeri"*-Pflanzen gebracht, bedingt eine Spaltung in der nächsten Generation. Es entstanden auf 75 Exemplaren in 1910: 10 % *Rubiennis* und 90 % *„Hookeri"*.

Ebenso trat Spaltung auf, wenn *O. biennis* selbst mit dieser *Rubiennis* befruchtet wurde. Man würde dann als Spaltungsprodukte *O. biennis* × *biennis* = *O. biennis* und *O. biennis* × *Hookeri* = *Conica* (S. 81) erwarten. Die gefundenen Zahlen waren (1910 auf 153 Pflanzen) 33% *Biennis* und 67% *Conica*. Eine Wiederholung der Kultur in 1912 bestätigte dieses Ergebnis.

Falls man dagegen *O. biennis* × *Hookeri (conica)* mit dem *Rubiennis*-staub belegt, muß man, da *O. Hookeri* isogam ist, deren Einfluß in beiden Spaltungsprodukten erwarten. Dementsprechend erhielt ich 1910 auf 80 Pflanzen 8% *Rubiennis* und 92% „*Hookeri*".

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die im Pollen der *Rubiennis* übertragenen erblichen Eigenschaften die Spaltung bedingen.

Die Eizellen der *Rubiennis*-Pflanzen bedingen dagegen keine Spaltungen. Mit dem Blütenstaub der reinen Art *O. Hookeri* erhielt ich 1910 eine Kultur von 80 Pflanzen, von denen 30 geblüht haben; sie trugen sämtlich den „*Hookeri*"-Typus anscheinend rein. Ebenso nach Befruchtung der *Rubiennis* mit dem Staub abgeleiteter „*Hookeri*"-Pflanzen desselben Bastardes; es waren 60 Pflanzen, von denen die Hälfte geblüht haben (1910). Auch habe ich die *Rubiennis* mit dem Blütenstaub des reziproken Bastardes belegt; wie bereits S. 99 erwähnt, wird dabei *O. biennis* als zentraler Elter ausgestoßen, und haben die Bastarde somit wiederum die Merkmale der *O. Hookeri*.

Folgern wir hieraus, daß in den Eizellen der *Rubiennis*-Pflanzen die heterogame *biennis* nicht vertreten ist, so müssen sie mit dem Staub der *O. biennis* belegt, dieselbe *Rubiennis* geben, welche von diesem ganzen Stammbaum die erste Generation bildet. Ich habe den Versuch zwei Mal gemacht, einmal mit *O. biennis* selbst, das andere Mal mit *O. biennis cruciata*. Der Erfolg bestätigte die Erwartung. Im ersten Versuch hatte ich nur 27 Pflanzen (1910); im zweiten aber 49.

Die erblichen Eigenschaften der abgeleiteten „*Hookeri*"-Pflanzen dieses Bastards dürfen als rein betrachtet werden und verhielten sich so in meinen Versuchen. Aus ihrem Blütenstaub erhielt ich, bei der Befruchtung von *O. biennis* sowohl als von *O. biennis cruciata*, denselben Bastard wie zwischen *O. biennis* und *O. Hookeri*, welcher S. 70 beschrieben worden ist und zum *Conica*-Typus gehört. (1910 mit 40 bezw. 80 Pflanzen und 1912 mit 57 Exemplaren.) Die Eizellen der abgeleiteten „*Hookeri*"-Pflanzen gaben mit dem Pollen von *O. biennis* und von *O. biennis cruciata* nur *Rubiennis*-Pflanzen, also genau so wie die Kreuzung der beiden reinen Arten (1910, beide Versuche mit 80 Exemplaren).

Es geht aus diesen Versuchen hervor, daß die Pollenkörner der *Rubiennis*-Pflanzen die Veranlassung zur Spaltung sind, während einerseits ihre Eizellen, andererseits die beiderlei Sexualorgane der abgeleiteten „*Hookeri*"-Pflanzen sich verhalten wie (fast) reine *O. Hookeri*.

§ 3. Versuch einer Erklärung der Spaltungen

Die drei breitblättrigen Sexualtypen *O. biennis* (Pollen), *O. biennis Chicago* (Eizellen) und *O. cruciata* (Eizellen) geben mit der isogamen Art *O. Hookeri* Bastarde, welche in der ersten Generation einförmig sind und den Typus *Rubiennis* führen, und welche in der zweiten Generation sich spalten. Bei diesen Spaltungen entstehen stets zwei Typen: der *Rubiennis* der ersten Generation wiederholt sich und daneben treten Pflanzen auf, welche fast rein den Typus der *O. Hookeri* tragen. Soweit untersucht, wiederholen die ersteren die Spaltung in den folgenden Generationen, während die letzteren konstant bleiben (vergl. die Stammbäume S. 104).

Es fällt dabei zunächst auf, daß nur zwei Typen entstehen. Allerdings wechselt die Größe der Blumen, zumal auf den „*Hookeri*"-Exemplaren, in viel bedeutenderem Umfang als bei der reinen Art (meist zwischen 2 und 4 cm Länge der Petalen), aber auf dieses abweichende Verhalten habe ich schon in so vielen anderen Fällen hingewiesen, daß wir es hier außer Betracht lassen können. Es bildet ja eine Ausnahme von den Regeln der Heterogamie. Wir halten uns also an die vegetativen Organe und an die ganze Tracht der Pflanze und der Blütenähre. Offenbar deutet die Beschränkung auf die beiden Haupttypen auf Korrelationen zwischen den einzelnen erblichen Eigenschaften, wie sie überall bei den Oenotheren auftreten.

Zur Erklärung der Erscheinungen benutzen wir zunächst die Isogamie der *O. Hookeri* und die Heterogamie der drei anderen Arten. D. h. die vorher nachgewiesenen Tatsachen, daß die erblichen Eigenschaften der ersteren Art sowohl im Pollen als in den Eizellen übertragen werden, während in den drei anderen Arten gewisse Merkmale nur im Pollen *(O. biennis)*, bezw. nur in den Eizellen (bei den beiden anderen Arten) übermittelt werden. Hieraus können wir das Folgende ableiten: In den *Rubiennis*-Bastarden von *O. Hookeri* × *O. biennis* führen die Eizellen nur die Merkmale der *O. Hookeri*, der Pollen aber die Eigenschaften beider Eltern. Dieses stimmt zu den im vorigen Paragraphen erhaltenen Ergebnissen der weiteren Kreuzungen, und erklärt die Spaltung, wenn wir annehmen, daß bei der Bildung des Pollens die beiden Eigenschaften (Typus *biennis* und Typus *Hookeri*) sich trennen. Die eine Hälfte der Pollenkörner würde dann *biennis*-Merkmale führen, die andere *Hookeri*-Merkmale. Die erstere Gruppe muß mit den Eizellen der *Rubiennis* offenbar wiederum *Rubiennis*, die andere aber offenbar *Hookeri* geben.

Ganz dieselbe Betrachtungsweise können wir auf die beiden anderen Fälle anwenden. Nur tritt hier die isogame *Hookeri* als Vater auf und es kann somit der Pollen der *Rubiennis*-Pflanzen nur *Hookeri*-Merkmale enthalten. Die Eizellen aber müssen dieselben Merkmale in Verbindung mit den heterogamen Eigenschaften der weiblichen Sexualtypen von *O. biennis Chicago* bezw. *O. cruciata* führen. Trennen sich diese bei ihrer Bildung in derselben Weise wie im Pollen von *O. Hookeri* × *biennis*, so

erklärt sich wiederum die Spaltung. Denn die eine Hälfte der Eizellen wird mit dem nur *Hookeri* enthaltenden Pollen spaltungsfähige *Rubiennis*-Pflanzen geben, während die andere Gruppe zur (fast) reinen *Hookeri* führen muß.

In dieser Weise aufgefaßt, bilden die einseitigen Spaltungen einen Gegensatz zu den Mendelschen Bastarden, deren Spaltungen auf beiden Seiten auftreten. Beide Fälle gehorchen den Regeln der Wahrscheinlichkeit, aber in Verbindung mit verschiedenen durch die Natur der untersuchten Spezies gegebenen inneren Eigenschaften.

Zur Bestätigung dieser Folgerungen habe ich 1910 *Rubiennis*-Pflanzen aus der zweiten Generation von *O. cruciata* × *Hookeri* teils mit dem Pollen von *O. cruciata Nutt.*, teils mit demjenigen von *O. Hookeri* T. u. G. befruchtet. Wie zu erwarten war, traten in beiden Fällen Spaltungen auf; in dem ersterwähnten Versuch in die Typen *O. cruciata* (70%) und *O. Hookeri* × *cruciata* (30%), auf 64 Pflanzen (1912). Aus der zweiten subternären Kreuzung erhielt ich 50% „*Hookeri*"-Pflanzen nebst 50% vom Typus *Rubiennis* (= *cruciata* × *Hookeri*), auf 70 Exemplaren (1912). Wie man sieht, entsprechen die Ergebnisse der oben erörterten Erwartung völlig.

Wir können jetzt in unserm Erklärungsversuch noch einen Schritt weitergehen. Wir gründen uns dabei auf die Erfahrung, daß die drei Kreuzungen der breitblätterigen Sexualtypen, wenn sie mit *O. Cockerelli* anstatt mit *O. Hookeri* ausgeführt werden, nicht spaltende, sondern konstante Bastardrassen geben (S. 83). Sie haben nahezu dieselbe äußere Gestalt, indem sie gleichfalls zum *Rubiennis*-Typus gehören, aber offenbar andere innere Eigenschaften. Es fragt sich somit, weshalb *O. Hookeri* die Spaltungen bedingt, während die gleichfalls schmalblätterige und isogame Art *O. Cockerelli* solches nicht vermag.

Offenbar muß dieses darauf beruhen, daß dem breitblätterigen Sexualtypus unserer drei heterogamen Arten in *O. Hookeri* etwas anderes gegenübersteht als in *O. Cockerelli*. Und für das Eintreten von Spaltungen in der zweiten Generation ist es, wie ich im zweiten Bande meiner Mutations-Theorie (II, S. 369, u. a. a. St.) ausführlich auseinandergesetzt habe, erforderlich, daß dieselbe Eigenschaft in dem einen Elter aktiv, in dem anderen aber latent oder inaktiv vorhanden ist. Aus dieser Hypothese leitet sich dann die obengemachte Annahme der Trennung bei der Bildung der Sexualzellen (S. 106), sowie die Dominanz des aktiven Merkmales ab (vgl. a. a. O.).

Es leuchtet ein, daß diese Vorstellung sich ohne weiteres auf das Verhalten der *O. Hookeri* anwenden läßt. Für diese müssen wir also annehmen, daß in ihr diejenige Eigenschaft, welche den breitblätterigen Sexualtypus der drei anderen Arten bedingt, auch vorhanden ist, aber im latenten Zustande, und daß sie die Spaltungen bewirkt. Mittels dieser Vorstellung sind sämtliche beobachtete Erscheinungen ohne weitere Hilfshypothesen in einfacher Weise zu erklären. Und vorgreifend möchte ich hier bemerken, daß der Zwillingsbastard *O. hybr. laeta* sich in den aufeinanderfolgenden Generationen spaltet, wenn er *O. Hookeri* zum einen Elter hat, sonst aber stets konstant ist. (Vergl. den folgenden Abschnitt).

Wenden wir jetzt unsere Schlußfolgerungen auf *O. Cockerelli* an. Da sie die breitblätterigen Sexualtypen nicht spaltet, kann sie die betreffende Eigenschaft somit nicht im latenten Zustand enthalten. Und da sie schmalblätterig ist, führt sie sie auch nicht als aktives Merkmal. Es bleibt also nur die Annahme übrig, daß diese Eigenschaft hier gänzlich abwesend ist, und dieses führt ohne weiteres und ganz allgemein zu konstanten intermediären Bestardrassen. In den betreffenden Fällen sind diese in bezug auf das fragliche Merkmal ebenso heterogam wie die Eltern, von denen sie die Eigenschaft geerbt haben.

Ist der Träger des breitblätterigen Sexualtypus in *O. Cockerelli* abwesend, so muß er es auch in allen jenen Fällen sein, wo sonst mit denselben breitblätterigen Formen konstante Bastardrassen entstehen. Und offenbar muß die Schlußfolgerung auch für die drei Arten selbst gelten. In ihnen muß der fragliche Träger in dem einen Geschlecht anwesend und aktiv sein, in dem andern aber fehlen. Nur so erklärt sich ihre Konstanz, und zwar in völliger Übereinstimmung mit der Erklärung der Konstanz aller oben beschriebenen heterogamen Bastardrassen.

Dritter Abschnitt

Zwillingsbastarde

Kapitel I

Prinzipien und Definitionen

§ 1. Die Mutationskreuzungen

Im zweiten Bande meiner Mutations-Theorie habe ich gezeigt, daß Kreuzungen in der Mutationsperiode der *Oenothera Lamarckiana* zu einem wesentlichen Teile anderen Gesetzen folgen als die bis dahin studierten Bastardierungen außerhalb dieser Gruppe. Aus diesem Grunde habe ich für sie die Bezeichnung Mutationskreuzungen gewählt, und diese fundamentale Tatsache durch eine Reihe von Beispielen möglichst klar gestellt (Bd. II, 3. Abschnitt, S. 396—461).

Es handelt sich jetzt darum, diese Prinzipien in ihren weiteren Einzelheiten auszuarbeiten, und aus ihnen eine Methode abzuleiten, welche uns zu einer Einsicht in die inneren Ursachen des Mutierens führen kann. Diesem Zwecke sollen der vorliegende und der nächstfolgende (vierte) Abschnitt gewidmet sein, und am Schlusse des vierten Abschnittes werde ich die Ergebnisse, zu denen sie leiten, zusammenstellen. Um aber dabei Wiederholungen zu vermeiden, will ich jetzt, vorgreifend, die wichtigsten Folgerungen kurz darstellen, und zwar nur insoweit als erforderlich scheint, um den einzelnen Versuchsergebnissen kurze Berechnungen beifügen zu können. Diese haben dann den Zweck, dem Leser die Kontrolle zu erleichtern über die Frage, inwiefern die betreffenden Versuche die aus ihnen abgeleiteten allgemeinen Schlüsse stützen bezw. beweisen können.

Deshalb gebe ich hier meine Ansicht nur in großen Zügen und verweise für die Einzelheiten und Gründe auf das genannte Schlußkapitel.

Je eingehender man die Kreuzungen in der Mutationsgruppe der *Oenothera Lamarckiana* studiert, um so klarer zeigt es sich, daß sie sich hier in weit vollerem Umfange zeigen als irgendwoanders im Pflanzenreich. Fast überall sonst herrschen die Fälle vor, welche sich den Mendelschen Gesetzen fügen; hier aber treten diese, den anderen gegenüber, geradezu in den Hintergrund. Wir unterscheiden zunächst:

I. Die unisexuellen Kreuzungen, oder das Verhalten ungepaarter Eigenschaften bei der Bastardierung.
II. Die Spaltungen in der ersten Generation.
III. Die Spaltungen, welche erst in der zweiten Generation auftreten.

Die unisexuellen Eigenschaften geben, soweit bis jetzt untersucht, konstante Bastardrassen, welche zwischen ihren Eltern intermediär sind. Im vorigen Abschnitt haben wir davon zahlreiche Beispiele kennen gelernt; einen weiteren, sehr wichtigen Fall werden uns die Kreuzungen von *Oenothera gigas* vorführen[1]). Sie kommen bei den Oenotheren vorzugsweise außerhalb der Gruppe der bis jetzt bekannten Mutationen vor, und sind auch sonst im Pflanzenreich weit verbreitet. Die reziproken diesbezüglichen Bastarde sind, wie wir gesehen haben, bei isogamen Arten unter sich gleichförmig, bei heterogamen aber unter sich ungleich, zwei Typen bildend.

Die Spaltungen in der ersten Generation sind die Folgen der eigentlichen Mutationskreuzungen, und bilden den Kern der von mir studierten Erscheinungen. Sie umfassen zwei Gruppen:

a) Die Merkmale, durch welche sich die neuen, aus *O. Lamarckiana* hervorgegangenen Arten von dieser unterscheiden.
b) Die Zwillingsbastarde, welche gewisse ältere Arten mit der *Lamarckiana* und ihren Abkömmlingen bilden.

Weitaus die meisten Mutanten geben bei der Kreuzung mit der Mutterart eine zweiförmige erste Generation; die beiden Typen wiederholen dabei zumeist einfach die Merkmale der Eltern. So verhalten sich *O. nanella*, *O. lata*, *O. scintillans*, *O. oblonga* und *O. laevifolia*. Ausnahmen bilden z. B. *O. brevistylis*, welche den Mendelschen Gesetzen folgt und *O. gigas*, welche, wie erwähnt, konstante intermediäre Bastardrassen gibt.

Zu den Zwillingsbastarden führen die Spaltungen, welche bis jetzt nicht von Mutanten, sondern nur von gewissen älteren Arten in der *O. Lamarckiana* bewirkt werden. Sie treten in der ersten Generation auf, und stellen mit einer einzigen Ausnahme (*O. Hookeri-laeta*) bis jetzt konstante Bastardrassen dar, d. h. Linien, welche in bezug auf das Rassenmerkmal keine weiteren Spaltungen zeigen. Ich werde in diesem Abschnitt zwei Beispiele vorführen und zwar erstens die am ausführlichsten untersuchten Zwillinge *Oen. hybrida laeta* und *velutina*, und dann *Oen. hybrida densa* und *laxa*[2]).

Diese beiden Gruppen von Spaltungen in der ersten Generation finden in der Regel nach gleichen Verhältnissen statt, d. h. daß von jeder der beiden Formen gleich viele Exemplare entstehen, falls keine besondere Ursachen störend eingreifen. Diese Regel bildet, meiner An-

---

[1]) Vergl. Abschn. IV, Kap. I.
[2]) Drillinge und Vierlinge entstehen durch die Kombinationen von Spaltungen aus unseren beiden Gruppen. Vergl. *O. lata*.

sicht nach, einen der wesentlichsten Angriffspunkte für die weitere Erforschung der inneren und auch der äußeren Ursachen des Mutierens. Denn die störenden Einflüsse sind teils innere, teils äußere[1]. Als Beispiel der ersteren nenne ich hier den nicht geradezu seltenen Fall, daß die numerischen Verhältnisse zwischen den beiden Bastardtypen andere sind, wenn man die *Lamarckiana* selbst mit einer älteren Art kreuzt, als wenn man eine ihrer Mutanten zu derselben Kreuzung benutzt. Für die Mitwirkung äußerer Ursachen spricht die Tatsache, daß die fraglichen Verhältnisse sowohl von der Wahl der befruchteten Blüten, z. B. am Grunde oder im Gipfel der Traube, oder auf den Seitenzweigen, als auch von der Wahl von besser oder weniger gut ernährten und kultivierten Exemplaren, wie endlich von der Zahl der pro Frucht reifenden Samen abhängig sind. Wo sich dazu die Gelegenheit bietet, werde ich auf solche Abweichungen bei der Beschreibung der einzelnen Versuche hinweisen. Aber erst am Schlusse werde ich eine zusammenfassende Betrachtung über die hier mitwirkenden Ursachen geben können. An einzelnen Stellen werde ich aber Gelegenheit finden, nachzuweisen, daß die inneren Ursachen im wesentlichen als eine gegenseitige Beeinflussung verschiedener und wohl vorwiegend mutabeler Eigenschaften aufgefaßt werden müssen, und ich werde für diese Beeinflussung die Bezeichnung Assoziation von Eigenschaften anwenden.

Die Spaltungen in der zweiten Generation umfassen gleichfalls verschiedene Fälle, und zwar je nachdem sie auf Spaltungen in der ersten Generation folgen oder nicht, und je nachdem es sich um isogame oder heterogame Arten bezw. Eigenschaften handelt.

Sind die Eigenschaften isogame, d. h. also daß sie durch beide Geschlechter in gleicher Weise auf die Nachkommen vererbt werden können, und ist die erste Generation eine einförmige, so folgen die Spaltungen den Mendelschen Regeln. Dieses kommt unter den Oenotheren, soweit sie bis jetzt untersucht sind, sehr selten vor. Der einzige Vertreter dieses Falles in der ganzen Gruppe ist die *Oenothera brevistylis* und gerade sie ist in meinen Kulturen bis jetzt niemals durch Mutation entstanden.

Ist bereits die erste Generation eine zweiförmige, so können die beiden in ihr entstandenen Bastardtypen sich in verschiedener Weise verhalten. Entweder spalten sie sich beide in ihren Nachkommen, oder diese sind für beide konstant, oder endlich — und dieses ist in meinen Versuchen der häufigste Fall — es sind die Nachkommen des einen Typus einförmig und diesem gleich, während jene des zweiten sich spalten. Diese Spaltungen sind dann verschieden, je nachdem die betreffenden Merkmale isogame oder heterogame sind. Abgesehen von durch spezielle Einflüsse bedingten Umständen können wir sagen, daß die isogamen den Mendelschen Gesetzen mehr oder weniger genau folgen, während die heterogamen sich anders verhalten. Denn bei diesen wird

[1] Vergl. den folgenden Abschnitt (IV), Kap. VIII, § 4.

die fragliche Eigenschaft nur in einem Geschlecht vererbt; nur in diesem können somit Spaltungen auftreten. Folgen diese, wie gewöhnlich, den Regeln der Wahrscheinlichkeit, so sind die Spaltungen einseitige und erscheinen die beiden Produkte in nahezu gleichen Verhältniszahlen. Ein Beispiel liefert die Kreuzung *Oen. muricata* × *nanella*[1]). Ihre erste Generation besteht aus *Laeta* und *Velutina*. Die erstere ist in ihren Nachkommen konstant, während die letztere zwar in der *Velutina*-Eigenschaft konstant ist, aber im Zwergmerkmal sich spaltet. Es entstehen etwa zur Hälfte hohe Exemplare und zur anderen Hälfte Zwerge. Die letzteren sind konstant, die ersteren können wiederum Zwerge abspalten und zwar in demselben Verhältnisse. Spaltungslose Exemplare hoher Statur, wie sie das MENDELsche Gesetz fordert, entstehen hier nicht.

Spaltet sich einer der anfänglichen Bastardtypen nachher, sei es nach diesem Schema, sei es nach dem isogamen oder MENDELschen Vorbilde, so pflegen sich die Spaltungen in allen folgenden Generationen, soweit solche untersucht wurden, zu wiederholen. Alljährlich entstehen, neben spaltungsfähigen Bastarden abgespaltene konstante Formen, sei es in einem Typus (bei Heterogamie), sei es in zweien (bei Isogamie).

§ 2. Über labile Pangene

Für die Erklärung der im Pflanzenreich so weit verbreiteten Bastardspaltung in der zweiten Generation mag wohl der äußerlich sichtbare Gegensatz zwischen dem Vorhandensein und dem Fehlen einer Eigenschaft genügen. Für die komplizierteren Erscheinungen, welche wir im vorigen Paragraphen geschildert haben, bedarf es aber eines tieferen Eingehens in die möglichen inneren Verhältnisse.

Es leuchtet ein, daß namentlich die Spaltungen in der ersten Generation andere innere Ursachen haben müssen als diejenigen, welche erst in der zweiten erscheinen. Selbstverständlich kann ich eine eingehende Diskussion erst nach der Vorführung der Tatsachen vornehmen und somit verweise ich hier auf das Schlußkapitel des folgenden Abschnittes (IV, Kap. VIII). Um aber die dort zu behandelnden Folgerungen auf alle einzelnen Kreuzungen anzuwenden, würde ich diese dabei sämtlich wiederholen müssen. Solches würde einen viel zu großen Raum erfordern, und es scheint mir möglich, das zu vermeiden, wenn ich die sich aus den Folgerungen ergebenden Berechnungen jedesmal wenigstens den wichtigsten Versuchen unmittelbar zufüge. Der Leser wird dadurch in den Stand gesetzt, die Berechnungen überall mit der Erfahrung zu vergleichen.

Um dieses zu erreichen, habe ich oben zur Erklärung der Mutationskreuzungen den Begriff der Labilen Pangene eingeführt (S. 14). Ich habe diesen Begriff in meiner Mutations-Theorie (Bd. II S. 696)

---

[1]) Vergl. Abschnitt IV, Kap. IV § 3.

schon kurz angedeutet, und auf seine Brauchbarkeit für die Erklärung der Erscheinungen des Mutierens hingewiesen. Darauf werde ich im letzten Abschnitt zurückkommen, hier handelt es sich aber nur darum, dem Worte eine rein empirische, den Kreuzungen (und nicht etwa den Mutationsvorgängen) entnommene Definition zu geben.

Dazu nehme ich an, daß die Spaltungen in der ersten Generation auf der Anwesenheit labiler Pangene beruhen und durch deren Zusammentreffen mit antagonistischen Pangenen im inaktiven Zustande hervorgerufen werden. Diese letzteren sind bekanntlich die Träger latenter Erbschaften. Sie sind dieselben, welche beim Zusammentreffen mit Antagonisten im aktiven Zustand (d. h. mit Trägern sichtbarer Erbschaften) die erst in der zweiten Generation auftretenden Spaltungen — sei es MENDELsche, sei es andere — bedingen[1]). In jenen Fällen, wo dieselbe latente Eigenschaft beide Haupttypen von Spaltungen hervorrufen kann (z. B. *O. nanella*), sind sowohl die inaktiven Pangene, wie andererseits die labilen und die aktiven leicht zu erkennen. In anderen Fällen bedarf es aber eines etwas umständlicheren Nachweises.

Haben beide Eltern für dieselbe Eigenschaft labile Pangene, so bilden sie in bezug auf diese eine konstante Rasse. Dadurch unterscheidet sich dieser Typus von den spaltungsfähigen MENDELschen Bastarden, mit denen sie sonst in einigen Punkten übereinstimmen. Oder mit anderen Worten:

$$\text{labil} \times \text{labil} = \text{labil, aber}$$
$$(a+b)\times(a+b) = a^2 + 2\ ab + b^2.$$

Der erstere Fall ist bei Selbstbefruchtung einförmig, der zweite spaltet sich dabei in drei Typen.

Diese Vorstellungen mögen vorläufig für die Berechtigung und die Erklärung der in dem nächsten Abschnitte manchen Versuchen beigefügten Berechnungen genügen. Für das weitere muß ich auch hier auf das Schlußkapitel verweisen. Nur sind hier noch zwei Fälle besonders zu betonen, welche aber bereits im vorigen Paragraphen angedeutet worden sind. Ich meine die konstanten Bastarde von *Oenothera gigas*, und die vorläufig einer möglichen Assoziation von Eigenschaften zugeschriebenen Abweichungen von den aus den Berechnungen abgeleiteten Erwartungen. Auf die letzteren werde ich in diesem Buche nicht weiter eingehen. Sie versprechen allerdings ein reiches Feld von Entdeckungen im Interesse des Studiums der inneren Mutations-Ursachen, erfordern aber weit umständlichere Versuche, als es mir bis jetzt möglich war, vorzunehmen.

[1]) Vergl. Die Mutations-Theorie Bd. II, Abschnitt II, S. 111—396.

Kapitel II

Oenothera hybrida laeta und *velutina*

§ 1. *Laeta*-Spaltung durch isogame Arten (Tafel XIII—XVI)

In den bisher behandelten Kreuzungen bildeten die erhaltenen Bastarde entweder konstante Rassen, oder sie spalteten sich erst in der zweiten und den folgenden Generationen[1]). Die erste Generation war somit ausnahmslos einförmig.

Sobald wir aber *Oenothera Lamarckiana* in die Versuche einführen, ändern sich diese Verhältnisse und tritt häufig, aber nicht immer, eine Trennung bereits in der ersten Generation auf. Wir werden von jetzt an vorwiegend diese Spaltungen zum Gegenstand unserer Untersuchungen machen. Mit Ausnahme einiger weniger, abgeleiteter Fälle[2]) treten dabei zwei Bastardtypen auf und werde ich diese somit *Zwillingsbastarde* nennen[3]). Je nach der Spezies, mit der die *O. Lamarckiana* bei der Kreuzung verbunden wird, können diese Zwillinge selbstverständlich verschieden sein. Viel wichtigere Unterschiede treten aber auf je nach den Merkmalen der *Lamarckiana*, welche dabei gespalten werden. Dieser letztere Umstand führt zu Gruppen, welche zweckmäßig mit besonderen Namen belegt werden, und in denen dieselben Namen unabhängig von der zweiten elterlichen Art benutzt werden können.

In diesem Abschnitte behandle ich die Fälle, in denen die *O. Lamarckiana* selbst mit anderen Arten gekreuzt wird oder in denen ihre Mutanten sich genau so verhalten wie sie, und somit nur als Bestätigungen angeführt werden. Die speziellen Spaltungen, welche von den Mutationsmerkmalen bedingt werden, sollen Gegenstand des nächstfolgenden Abschnittes sein.

Unter den Spaltungen, welche die *O. Lamarckiana* unter dem Einflusse anderer Arten erleiden kann, kommt die eine viel allgemeiner vor als die andere, und ich werde jene somit zuerst besprechen. Und zwar zunächst rein empirisch, indem ich für die Beziehung der Erscheinung zu der Mutabilität auf den letzten Abschnitt verweise.

Von diesen beiden Zwillingen trägt der eine die Merkmale der *Lamarckiana* in Verbindung mit denen des andern Elters, aber mit starkem Vorherrschen der ersteren. Diesen Typus nenne ich *O. hybrida laeta*. Der andere Zwilling bietet zwar dieselbe Verbindung, aber dabei dominieren die Eigenschaften des andern Elters über die *Lamarckiana: O. hybrida velutina*. Dementsprechend sind die *Laeta*-Formen der verschiedenen für die Kreuzungen benutzten Spezies einander sehr ähnlich; sie

[1]) Auch nach doppeltreziproken Kreuzungen kommen bisweilen Spaltungen vor, namentlich bei Bastarden von *O. Hookeri*.

[2]) Vergl. *O. lata* und *O. scintillans* im vierten Abschnitt, Kap. V und VI.

[3]) On twin hybrids. *Botanical Gazette* T. 44 S. 401. 1907.

bilden deutlich einen gemeinschaftlichen Typus. Die *Velutina*-Formen sind im Gegenteil unter sich mehr verschieden und oft ihrem speziellen Elter zum Verwechseln ähnlich.



Fig. 44
Oenothera Cockerelli, Juli 1906. Ganze Pflanze beim Anfang der Blüte[1]).

[1]) Vergl. Fig. 19 und 20 S. 53 u. 54 und die Fußnote S. 56.

Ist der andere Elter eine isogame Art, welche somit nur ein einziges Bild von erblichen Eigenschaften hat, so sieht die *Velutina* ihr selbst ähnlich. Handelt es sich aber um eine heterogame Art, so muß die *Velutina* einem der beiden Sexualtypen gleichen, und zwar demjenigen, der dem für die Kreuzung benutzten Geschlecht entspricht. So ist z. B. die *Velutina* von *O. biennis* × *Lamarckiana* eine *Conica* (vergl. S. 71). Hier liegen die Verhältnisse somit komplizierter, und aus diesem Grunde beschränke ich mich in diesem Paragraphen auf die Spaltung durch isogame Arten (vergl. S. 30).

Ich komme jetzt zur Beschreibung der einzelnen Beispiele.

Oenothera Lamarckiana × *Hookeri.* Die aus dieser Kreuzung entstandenen Zwillinge sind auf den Tafeln XIII—XVI abgebildet; die Zwillinge der reziproken Kreuzung sind ihnen genau gleich, bis auf die Farbe der *Velutina* (vergl. unten). Man vergleiche bei der Betrachtung der Tafeln die entsprechenden farbigen Abbildungen der Eltern (Taf. I—III und VIII). Wenden wir uns zunächst zu den blühenden Pflanzen.

Die Kreuzung, welche die abgebildeten Exemplare lieferte, wurde 1909 vorgenommen; die Bastarde blühten im Sommer 1910 und erreichten eine Höhe von $1^1/_2$ m. Sie sind großblumig wie die beiden Eltern; die *Laeta* gleicht mehr der *Lamarckiana*, also hier der Mutter; die *Velutina* mehr dem kalifornischen Vater: *O. Hookeri.* Im übrigen zeigen sie dieselben Unterschiede wie die *Laeta* und *Velutina* aus anderen Kreuzungen von *O. Lamarckiana.*

Die Blüten der *Velutina* (Taf. XIV) sind blaßgelb und öffnen sich weit; die Blumenblätter sind am Gipfel tief herzförmig eingeschnitten und am Grunde derart verschmälert, daß zwischen ihnen auffallende elliptische Lücken offen bleiben. Dem Mittelnerven entlang sind sie etwas einwärts gewölbt. Die Blumen der *Laeta* dagegen sind mehr hochgelb und öffnen sich nicht so weit, sondern bleiben während der Blüte viereckig trichterförmig; die Blumenblätter sind am Gipfel fast nicht ausgebuchtet: aneinander schließen sie lückenlos an oder decken sich mit den Rändern.



Fig. 45
Oenothera Cockerelli. Blühender und fruchttragender Stammesgipfel, August 1911.

Stengel, Früchte, Kelchröhre und Kelch sind bei der *Velutina* mehr rötlich angelaufen als bei der *Laeta*; auch ist die Behaarung bei der ersteren mehr ausgeprägt.

In beiden Formen überragen die Narben die Antheren weit, wie solches ja auch bei beiden Eltern der Fall ist. Die Narben haben ein tieferes etwas grünliches Gelb; der Grund der Krone ist bei der *Velutina* blaß grünlich, bei der *Laeta* aber dunkelgelb.

Das Laub ist bei der *Laeta* (Taf. XIII) breit, dunkel grasgrün, bei der *Velutina* aber schmal, grau behaart und rinnig, da die Ränder der Blätter mehr oder weniger stark aufwärts gebogen sind. Buckel sind auf der Blattspreite zahlreich bei der *Laeta*, aber selten bei der *Velutina.*

Die Früchte sind bei der *Laeta* etwas dicker und weniger behaart, mit weniger ausgeprägten Längsrinnen, wo sie später sich öffnen werden, und weniger deutlichen roten Feldern dazwischen. Doch sind hier die Unterschiede von der *Velutina* nur geringe.

Die Blütenknospen der *Laeta* sind dünn konisch, diejenigen der *Velutina* dicker und kürzer, was oft sehr stark auffällt.



Fig. 46

O. Lamarckiana × *Hookeri*. Eine Gruppe von Exemplaren der *Laeta* (links) und *Velutina* (rechts).

Die Rosetten der Wurzelblätter zeigen dieselben Unterschiede (Taf. XV u. XVI und Fig. 46). Hier tritt aber ein Umstand ein, der die fraglichen Differenzen oft stark vergrößert. In allen jenen Kreuzungen, in denen *O. Hookeri* als Mutter benutzt worden ist, sind sämtliche Keimlinge grün und kräftig. In den reziproken Kreuzungen sind die *Laeta*-Pflanzen stets alle gleichfalls grün und kräftig, die *Velutina* aber mehr oder

weniger gelblich. Diese mangelhafte Ausbildung des Chlorophylls erreicht in den einzelnen Exemplaren die verschiedensten Grade, schwächt sie aber stets. Einzelne sind fast grün und entwickeln sich ebenso gut wie die reziproken, andere sind von Anfang an so gelb und schwach, daß sie als kleine Rosetten sterben. Dazwischen gibt es alle Übergänge. Die meisten Exemplare wachsen langsam und sind dann auch zur Blütezeit klein (60—100 cm hoch). Die für unsere Fig. 46 Anfang Juni photographisch aufgenommenen Exemplare haben nahezu sämtlich im August und September geblüht.

Die Wurzelblätter der *Hookeri-laeta* sind breit und flach, und der Mutterart entsprechend lang gestielt, während diejenigen der *Hookeri-velutina* schmal und rinnig sind, mit gleichfalls langem Stiele. Sind sie grün, so werden sie länger als die gleichaltrigen *Laeta*-Blätter, sind sie aber gelblich, so bleiben sie viel kleiner. Häufig ist die rote Farbe der *Hookeri* in ihnen kräftig ausgebildet.

Oenothera Cockerelli × *Lamarckiana*. Die aus den beiden reziproken Kreuzungen entstandenen *Laeta* und *Velutina* sind einander gleich, auch in der Farbe des Laubes. Die *Laeta* sind denen der *Hookeri* sehr ähnlich, aber mit hellerem Grün und etwas kleineren Blüten, auch sind die Blätter an der Spitze in geringem Grade seitlich gebogen. Letzteres Merkmal[1]) ist bei der *Velutina* weit stärker ausgeprägt, auch sind die Blätter hier mehr graugrün, anscheinend behaart, schmal und der Länge nach rinnig zusammengebogen. Die Blumen sind hier viereckig trichterförmig wie bei der *O. Cockerelli*, aber bedeutend größer. Jedoch wechselt hier, wir ja auch sonst, die Größe der Petalen zwischen den einzelnen Individuen. In größeren Blüten überragen die Narben die Antheren weit, in kleineren liegen sie aber tief zwischen ihnen, wie bei der Mutterart.

Beide Zwillinge sind bei einiger Übung leicht als Kinder der *O. Cockerelli* zu erkennen; sie prägen deren Merkmale bei fortschreitender Entwickelung immer deutlicher aus. Dabei behält aber die *Laeta* die Tracht der *Lamarckiana*, während die *Velutina* der *O. Cockerelli* oft zum Verwechseln ähnlich ist. Den bequemsten Unterschied bilden wohl die Blütenknospen unmittelbar vor dem Öffnen, da sie bei der *Laeta* dünn, bei der *Velutina* aber auffallend dicker sind. Beide Zwillinge werden gleich hoch, 1,5 m und mehr. In den Rosetten der Wurzelblätter haben die *Laeta* die Form einer Raute wie bei der *O. Cockerelli*, bei flachliegendem Laube, während die *Velutina*-Rosetten lockerer sind wegen der schmalen rinnigen Blätter und ihr Laub mehr aufwärts biegen (im Juni).

Oenothera strigosa × *Lamarckiana*. Reziproke Zwillinge einander gleich. In den jungen Rosetten bereits im April deutlich zu unterscheiden: im Juni die Wurzelblätter der *Laeta* viel breiter als bei der *Velutina* im Verhältnis von 3 : 4 und dunkler grün. Beim Emporschießen der Stengel prägen sich die Unterschiede noch besser aus, die *Laeta*-Pflanzen sind rein grün, die *Velutina* graugrün wegen der üppigeren Behaarung. Blütenknospen der *Laeta* dünn, bei der *Velutina* dicker und kürzer. Die rote Farbe des Laubes und der Früchte prägt sich auch hier bei der *Velutina* stärker aus als bei der *Laeta*.

Mit der letztgenannten Art habe ich nur die *Lamarckiana* selbst gekreuzt, aber keine Mutanten. Solches war bei den beiden anderen wohl der Fall. Dabei verschwindet das spezielle Merkmal der Mutanten, wenigstens in der hier allein zu besprechenden ersten Generation. Somit sind die Zwillinge äußerlich den beschriebenen durchaus gleich.

Die numerischen Verhältnisse, in denen die beiden Zwillinge auftreten, habe ich in allen meinen Kulturen genau ermittelt, und zwar sobald die Merkmale ein sicheres Auszählen zuließen, also meist im Juni an den starken Rosetten. In vielen Fällen habe ich die Zählungen während der Blütezeit wiederholt, in anderen die beiden Typen beim Auspflanzen geschieden, wodurch ich mich im Hochsommer von der Richtigkeit der Beurteilung im Frühling überzeugen konnte (vergl. Fig. 46, S. 116).

Ich gebe jetzt die erhaltenen Zahlen in tabellarischer Form, indem ich für jeden Versuch das Jahr der Kreuzung und dasjenige der Kultur, sowie den Umfang der Gruppe (Anzahl der gezählten Exemplare) beifüge. Der Gehalt an *Laeta* und *Velutina* ist stets in Prozentzahlen umgerechnet worden. Wo zwei oder mehr gleichnamige Kreuzungen aus demselben Jahre aufgezählt werden, waren sie auf verschiedenen Müttern ausgeführt worden, nur in einzelnen Fällen sind die Nachkommen von zwei solchen Kreuzungen

[1]) Vergl. Fig. 20 auf S. 54 sowie Fig. 19, 44 und 45.

zusammengezählt worden. Der Pollen wurde stets einer kleinen Gruppe von Vätern, bisweilen einem einzigen Individuum entnommen.

Ich fange mit *O. Cockerelli* an.

Zwillingsbastarde von *O. Cockerelli* und *O. Lamarckiana*

Kreuzung	Kreuzung	Kultur	Individuen	*Laeta* %	*Velutina* %
O. Cockerelli × *Lamarckiana* . . .	07	08	78	65	35
„ „ × „ . . .	07	08	156	60	40
„ „ × *nanella*	05	07	62	65	35
„ „ × „	05	08	79	58	42
„ *Lamarckiana* × *Cockerelli* . . .	07	08	45	7	93
„ „ × „ . . .	11	12	60	15	85
„ *nanella* × „ . . .	05	07	117	35	65
„ „ × „ . . .	05	08	59	42	58
„ *rubrinervis* × „ . . .	07	08	45	49	51
„ *blanda*[1]) × „ . . .	07	08	45	60	40

Nimmt man das Mittel aus diesen Prozentzahlen, so erhält man 46 % *Laeta* und 54 % *Velutina*. Die Zwillinge treten somit in gleichen Verhältnissen auf. Und zwar mit einer Ausnahme (Nr. 5 und 6) in allen Fällen, soweit es die geringe Zahl der Individuen für die einzelnen Kreuzungen zu beurteilen gestattet. Jene Ausnahme war wohl teilweise durch ungünstige Kultur bedingt; denn bei sorgfältiger Behandlung (1911) stieg für dieselbe Verbindung der Gehalt an *Laeta* nicht unwesentlich.

Zwillingsbastarde von *O. Hookeri* und *O. Lamarckiana*

Kreuzung	Kreuzung	Kultur	Individuen	*Laeta* %	*Velutina* %
O. Hookeri × *Lamarckiana* .	07	08	78	22	78
„ „ × „ .	09	10	80	25	75
„ „ × *brevistylis* . .	05	07	58	22	78
„ „ × *nanella* . . .	05	07	54	15	85
„ „ × „ . . .	09	10	135	7	93
„ *Lamarckiana* × *Hookeri* . . .	07	08	45	11	89
„ „ × „ . . .	08	09	230	11	89
„ „ × „ . . .	09	10	154	41	59
„ „ × „ . . .	09	10	80	34	66
„ „ × „ . . .	09	10	62	19	81
„ *nanella* × *Hookeri* . . .	05	07	72	46	54
„ „ × „ . . .	05	08	70	44	56
„ „ × „ . . .	05	09	34	41	59

Der Gehalt an beiden Zwillingen ist hier weniger übereinstimmend als in der vorhergehenden Tabelle. Man kann die Fälle von 41—46 % *Laeta* als eine Gruppe betrachten; von diesem Werte aber fällt die Prozentzahl bis 7 herab, ohne jemals höher zu werden. Es müssen somit fast stets, vielleicht stets, Umstände obwalten, welche den Gehalt an *Laeta* verringern. Im ganzen ergeben die Zahlen im Mittel 26 % *Laeta* und 74 % *Velutina*.

[1]) Mutant aus *Lamarckiana*, beschrieben von A. R. SCHOUTEN, Mutabilität und Variabilität 1908, S. 68.

Zwillingsbastarde von *O. strigosa* und *O. Lamarckiana*

Kreuzung	Kreuzung	Kultur	Individuen	*Laeta* %	*Velutina* %
O. strigosa × *Lamarckiana* .	10	11	70	20	80
„ *Lamarckiana* × *strigosa* . . .	08	09	113	6	94
„ „ × „ . . .	10	11	70	13	70

Diese Zahlen verhalten sich wie diejenigen der vorigen Tabelle. Auch hier ist die *Laeta* im Nachteil mit 13% gegen 87% *Velutina* im Mittel.

§ 2. *Laeta*-Spaltung durch heterogame Arten (Taf. XVII und XVIII)

Unter den bis jetzt untersuchten heterogamen Arten von *Oenothera* gibt es vier, welche bei der Kreuzung mit *O. Lamarckiana* dieselben Typen hervorrufen wie die beschriebenen isogamen Spezies. Und zwar bewirkt von jeder Art nur ein Geschlecht diese Spaltung. Im weiblichen Geschlecht sind es *O. muricata* L., *O. biennis* L. und *O. Millersi*, im männlichen dagegen *O. biennis Chicago*. Wie in den Versuchen mit den isogamen Arten, zeigen sich somit auch hier die beiden Geschlechter der *O. Lamarckiana* als spaltungsfähig.

Oenothera muricata × *Lamarckiana* war die erste meiner Kreuzungen auf diesem Gebiet. Sie wurde bereits 1900 und seitdem zu wiederholten Malen ausgeführt. Ihre Zwillinge zeigen während des ganzen Lebens deutliche Unterschiede, welche beim Auszählen einen hohen Grad von Zuverlässigkeit bieten. Ich habe sie, wie später behandelt werden soll, zu zahlreichen weiteren Kreuzungen benutzt.

Ihre *Laeta* sind sehr starke, breitblätterige, hoch aufwachsende Pflanzen, welche im Spätsommer weit über zwei Meter erreichen. Die *Velutina* dagegen sind schwach, meist nicht über 1 m hoch, weniger stark verzweigt und mit schmalen, rinnig zusammengebogenen Blättern. Die *Laeta* verraten in den meisten Merkmalen den Typus des Vaters, sind aber im Vergleich mit diesem auffallend kleinblütig, unter dem Einflusse der Mutter. Die *Velutina* gleicht weder dem Vater noch der Mutter (Taf. VII) und muß ihre Eigenschaften offenbar vom weiblichen Sexualtypus der *O. muricata* geerbt haben, welcher sich aber in den früher beschriebenen Kreuzungen (II § 7 S. 79) nicht geäußert hat.

Die *Laeta* sind grasgrün, nur sehr spärlich rot angelaufen; die *Velutina* sind grauhaarig und meist auffallend rot oder rotbraun, im Laub, am Stengel, in den Blütenknospen und Früchten; auch ist das Gelb ihrer Kronen dementsprechend dunkler.

Die Größe der Blumenkronen ist in diesen Bastarden, wie auch sonst, sehr wechselnd; auf den Tafeln XVII und XVIII sind eine kleinblütige *Laeta* und eine großblütige *Velutina* abgebildet. Durch Auswahl kann man entweder großblütige oder kleinblütige Rassen erhalten, welche dann in späteren Generationen in diesem Merkmal einförmig sind (S. unten). Zwei solche extreme Rassen habe ich während vieler Jahre kultiviert, die Spaltungsvorgänge bei ihrer Entstehung aber noch nicht näher untersucht.

Bereits junge Rosetten zeigen die Unterschiede in den Blättern deutlich. Die *Laeta* sind breit, flach, grasgrün, die *Velutina* schmal, graugrün und rinnig. Mehrfach habe ich die beiden Gruppen schon beim Auspflanzen im Mai getrennt, und dann später, während der Blüte mich von der Zuverlässigkeit der Merkmale überzeugt. Fast noch deutlicher treten die Unterschiede hervor, wenn die Stengel emporschießen, und bevor sie die Infloreszenz zu zeigen anfangen. Betrachtet man dann die z. B. etwa 50 cm hohen Stengel von oben (Fig. 48), so ist es sehr bequem, die beiden Zwillinge auszuzählen.



Fig. 47

Oenothera muricata × *Lamarckiana*, im September 1910. Die sechs hohen Pflanzen im Vordergrund sind *Laeta*; rechts davon auf demselben Beet die viel schwächeren *Velutina* aus derselben Kreuzung.

Die Zwillinge von *O. muricata* mit *O. brevistylis, O. scintillans* und *O. nanella* sind von den beschriebenen gar nicht zu unterscheiden und können also ebenso wie diese für die Bestimmung der Zahlenverhältnisse benutzt werden. In der folgenden Tabelle findet man diese in Prozenten umgerechnet, indem für jeden Versuch die Anzahl der gezählten Individuen sowie die Versuchsjahre angegeben sind.



Fig. 48
O. muricata × *Lamarckiana laeta* und *velutina* von oben betrachtet.
Junge Stengel im Juli 1910 (*Laeta* breitblätterig).

Zwillingsbastarde von *O. muricata* und *O. Lamarckiana*

	Kreuzung	Kultur	Individuen	*Laeta* %	*Velutina* %
O. muricata × *Lamarckiana* . . .	1900	1902	70	50	50
„ „ × „ . . .	03	05	58	66	34
„ „ × „ . . .	05	07	58	61	39
„ „ × „ . . .	05	10	66	47	53
„ „ × „ . . .	09	10	126	38	62
„ „ × *brevistylis*	05	07	120	59	41
„ „ × *scintillans*	08	09	35	52	48
„ „ × *nanella*	05	08	75	48	52
„ „ × „	05	07	59	58	42
„ „ × „	07	08	80	51	49
Im ganzen:			747	53	47

Oenothera biennis × *Lamarckiana*. Die Zwillinge sind hier bei weitem nicht so scharf voneinander unterschieden als im ersteren Beispiel. Stehen die Rosetten dicht

nebeneinander, so erkennt man leicht einige als breitblätterig und flach, andere als schmalblätterig und rinnig; dazwischen stehen dann aber zahlreiche Exemplare, welche sich einer Beurteilung entziehen. Sie müssen dann ausgepflanzt werden und entfalten darauf die Differenzen etwa in einem Monate. Übrigens gelten die gemachten Angaben auch hier. Ich habe die jungen Stengel von oben herab in derselben Weise photographiert wie für die Figur 48, die Photographie war jener zum Verwechseln gleich.



a b c d

Fig. 49

Mittlere Stengelblätter junger Pflanzen, Anfang Juli, lange vor der Blüte. In gleicher Höhe ausgewählt.

a *O. bienn.* × *Lam. laeta*, b *O. bienn.* × *Lam. velutina*, c *O. muric.* × *Lam. velutina*, d *O. muric.* × *Lam. laeta.*

In Fig. 49 sieht man vier als typisch ausgewählte Blätter; die beiden mittleren sind *Velutina*, die beiden äußeren *Laeta*. Man sieht, daß die Unterschiede viel größer sind als zwischen den *Biennis*- und den *Muricata*-Bastarden in derselben Figur.

Während der Blütezeit sind es namentlich die Blütenknospen, welche einen deutlichen Unterschied darstellen. Sie sind lang und dünn bei der *Laeta*, kurz, dick und konisch bei der *Velutina*. Die erstere Form ist stärker, wächst etwas höher und ist weniger fruchtbar; die letztere ist mehr behaart und durch die rinnigen Blätter ausgezeichnet.

Für die Bestimmung der Verhältniszahlen habe ich sowohl die reine Art *O. biennis* als ihre beiden, in unseren Dünen wachsenden Varietäten mit schwefelgelben bezw. mit linearischen Blumenblättern benutzt. Die Tabelle enthält dieselben Spalten wie die vorige. Sie umfaßt ebenfalls einige Kreuzungen, welche ich mit Mutanten von *O. Lamarckiana* ausgeführt habe, und deren Zwillinge genau den oben beschriebenen entsprechen.

Zwillingsbastarde von *O. biennis* L. und *O. Lamarckiana*

	Kreuzung	Kultur	Individuen	*Laeta* %	*Velutina* %
O. biennis × *Lamarckiana*	03	05	56	66	34
„ „ × „	05	07	347	40	60
„ „ × „	05	10	60	62	38
„ „ × „	08	09—10	102	42	58
„ „ × „	08	11	140	27	73
„ „ *cruciata* × „	03	05	75	68	32
„ „ *sulfurea* × „	07	10	32	60	40
„ „ × *brevistylis* .	05	07	287	45	55
„ „ × „ .	05	07	89	47	53
„ „ *cruciata* × „ .	05	07	208	36	64
„ „ „ × „ .	05	07	109	48	52
„ „ × *rubrinervis* .	03	05	75	49	51
„ „ × „ .	05	07	50	42	58
„ „ „ × „ .	03	05	50	30	70
„ „ × *nanella* . .	11	12	140	29	71
„ „ × „ . .	11	12	140	34	66
Im ganzen:			1960	46,5	53,5

Oenothera Millersi × *O. Lamarckiana.* Aus dieser Kreuzung (1910) erhielt ich 1911 eine Kultur von 59 Pflanzen, welche sämtlich geblüht haben und die Merkmale der Zwillinge in Verbindung mit denen der Mutter deutlich zeigten. Die *Laeta* waren



Fig. 50
Oenothera (Lamarckiana × *O. biennis Chicago) laeta* (unten) und *velutina* (oben).
Gipfel junger Stengel, von oben gesehen. Juli 1910. Erste Generation.

mit dem eigenen Blütenstaub fast steril; von einigen Exemplaren gelang es mir überhaupt nicht Samen zu gewinnen. Die *Velutina* waren ausreichend fertil. Im Sommer 1911 habe ich dann die Kreuzung wiederholt, und zwar teils auf einer sehr kräftigen

zweijährigen, etwa 2 m hohen Pflanze, teils auf einem schwachen einjährigen Individuum. Ich erhielt die folgenden Zahlen:

O. Millersi × *O. Lamarckiana.*

Kreuzung	Anzahl der Individuen	*Laeta* %	*Velutina* %
1910	59	31	69
1911 (1)	23	30	70
1912 (2)	98	58	42
Im ganzen:	180	40	60

Als zweite Generation erzog ich 1912 aus der *Laeta* 59 Kinder, welche alle *Laeta* waren, und aus dem zweiten Zwilling 60 Nachkommen, welche sich ausnahmslos als *Velutina* ergaben. Beide Bastarde waren somit konstant (vergl. § 3). Ferner habe ich *O. biennis* × *Millersi* (S. 94) mit dem Pollen von *O. (Millersi* × *Lamarckiana) velutina* befruchtet (1911). Aus dieser doppeltreziproken Kreuzung muß *O. Millersi* ausgeschaltet werden und der Erfolg somit gleich *O. biennis* × *Lam. velutina*, d. h. gleich der *Velutina* selbst sein. Ich erhielt 52 blühende Exemplare (1912), welche alle genau den Typus der *O. (biennis* × *Lamarckiana) velutina* führten.

Oenothera Lamarckiana × *O. biennis Chicago* gibt Zwillinge, welche auf den ersten Blick denen der *O. biennis* L. ähnlich sind, bei näherer Betrachtung aber eigene Typen bilden, welche offenbar durch den schmalblätterigen männlichen Sexualtypus des Vaters bedingt sein müssen. Die *Laeta* haben als Rosetten und als junge Stengel breitere und etwas kürzere Blätter; die *Velutina*-Blätter sind mehr oder weniger rinnig. Anfang Juni können die Kulturen nach diesen Merkmalen völlig ausgezählt werden, doch prägt sich der Unterschied beim Emporschießen des Stengels immer deutlicher aus (Fig. 50). Während der Blütezeit bleiben die Blätter der *Laeta* flach und grasgrün, während diejenigen der *Velutina* graugrün und behaart und der Länge nach stark rinnig zusammengebogen sind. Die Blütenknospen sind bei der *Laeta* dünn, bei der *Velutina* dicker und konisch; die ganze Pflanze ist bei dem einen Zwilling stark und hoch, doch bei der *Velutina* niedriger und schwach.

Die Größe der Blüten wechselt auch hier in der ersten Generation, verhält sich aber nach Auswahl ziemlich einförmig. Aus der Kreuzung von 1903 erzog ich eine großblumige, aus jener von 1908 eine kleinblumige Rasse, beide von der *Velutina*. Die Ursachen der Spaltung habe ich aber auch hier bis jetzt noch nicht studiert (S. 119). Ich möchte hier nur bemerken, daß ich solche erblichen Blütendifferenzen auch sonst in Bastardrassen der *Lamarckiana* und namentlich in denen mit *O. Hookeri* mehrfach beobachtet habe.

Die Verhältnisse, in denen *Laeta* und *Velutina* hier auftreten, zeigt die folgende Tabelle in derselben Weise, wie in den vorhergehenden Beispielen.

Zwillingsbastarde von *O. Lamarckiana* × *O. biennis Chicago*

	Kreuzung	Kultur	Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %
O. *Lamarckiana* × *bien. Chicago* . .	05	07—08	66	3	97
" " × " " . .	05	10	120	15	85
" " × " " . .	08	09	133	12	88
" " × " " . .	08	10	315	13	87
" " × " " . .	09	10	80	29	71
" *nanella* × " " . .	05	07—08	27	41	59
Im ganzen:			741	19	81

Zum Schluß fasse ich die erhaltenen Zahlen in eine kleine Übersichtstabelle zusammen. In ihr ist jede der vorherigen Tabellen (§ 1 und § 2) durch eine einzige Zeile vertreten.

Oen. hybr. laeta und *velutina*
Verhältniszahlen in der ersten Generation

	Laeta %	*Velutina* %
A. Isogame Arten, beiderseitig untersucht		
O. Cockerelli × *Lamarckiana*	49	51
O. Hookeri × „	26	74
O. strigosa × „	13	87
B. Heterogame Arten, einseitig spaltend		
O. muricata × *Lamarckiana*	54	46
O. biennis × „	46	54
O. Millersi × „	31	69
O. Lamarckiana × *bien. Chicago*	19	81

Die Zwillinge treten somit in drei Fällen zu annähernd gleichen Teilen auf (*O. Cockerelli, O. muricata* und *O. biennis*). Zwei Fälle sind in zu geringer Anzahl untersucht worden, und sollen somit nur die Tatsache der Spaltung beweisen (*O. strigosa* und *Millersi*). Bei *O. Hookeri* und bei *O. biennis Chicago* weicht aber das Verhältnis wesentlich vom Obigen ab, und dieses weist wohl auf spezielle Eigenschaften dieser beiden Arten hin.



Fig. 51
Oenothera (*Lamarckiana* × *O. biennis Chicago*) *velutina*. Blühender Stammgipfel im Sept. 1910

§ 3. Die Konstanz in den folgenden Generationen

In den beiden vorhergehenden Paragraphen haben wir die Zwillingsbastarde beschrieben, welche bei der Kreuzung der dort genannten Arten mit *Oenothera Lamarckiana* entstehen. Die *Laeta* zeichnet sich durch breite, glatte und glänzend grüne, die *Velutina* aber durch schmale graugrüne, der Länge nach mehr oder weniger rinnig zusammengebogene

Blätter aus. Die *Laeta* hat gewöhnlich nur spärlichen, oft kaum ausreichenden Blütenstaub und ist deshalb bei Selbstbestäubung oft nur in sehr geringem Grade fertil, während die *Velutina* reichlich Samen ausbildet, wenngleich diese auch mehrfach nur teilweise keimfähig sind. Die *Laeta* sind meist hohe und starke Pflanzen und tragen den Typus der *Lamarckiana* in Verbindung mit jenem des anderen Elters; in der *Velutina* sind dagegen die Merkmale der *Lamarckiana* rezessiv und gleichen die Pflanzen ihrem andern Elter, bezw. dessen Sexualtypus.

Meine Versuche über die Konstanz dieser beiden Typen werde ich jetzt in tabellarischer Form mitteilen.

Oen. hybrida laeta und *velutina*

Konstanz in der zweiten und den folgenden Generationen

A. *Oen. biennis* × *Lamarckiana*

	Kreuzung	Gen.	Bastard	*Laeta*	*Velutina*	Blüh.	Kultur
O. bien. × *Lamarckiana* .	1903	II	{ *Laeta*	16	0	10	1907
			{ *Velutina*	0	40	36	09
		III	*Laeta*	16	0	13	08
		IV	*Laeta*	54	0	15	09
„ „ *cruc.* × *Lam.* . .	1903	II	{ *Laeta*	80	0	18	07
			{ *Velutina*	0	11	2	07
„ „ × *Lamarckiana* .	1908	II	{ *Laeta*	57	0	20	10
			{ *Velutina*	0	11	4	10
Im ganzen				223	62	118	

B. *O. biennis* × Mutanten von *O. Lam.*

	Kreuzung	Gen.	Bastard	*Laeta*	*Velutina*	Blüh.	Kultur
O. biennis × *rubrinervis* .	1903	II	{ *Laeta*	57	0	28	07
			{ *Velutina*	0	16	9	07
		III	*Laeta*	73	0	18	08
		III	*Velutina*	0	2	1	09
		IV	*Laeta*	54	0	15	09
„ *bien. cruc.* × *rubrin.* .	1903	II	{ *Laeta*	203	0	22	07
			{ *Velutina*	0	18	2	07
„ „ × *brevistylis* . .	1905	II	{ *Laeta*	55	0	22	09
			{ *Velutina*	0	6	3	09
„ „ *cruc.* × *brevist.* .	1905	II	{ *Laeta*	114	0	57	09
			{ *Velutina*	0	27	10	09
Im ganzen				556	69	187	

In Tabelle A u. B findet man in der ersten Spalte das Jahr der Kreuzung, in der letzten das Jahr der Kultur der in der zweiten Spalte angegebenen Generationen. Die erste Generation spaltete sich stets in die beiden Zwillinge; dieses ist in der dritten Spalte durch eine { angedeutet. Die hinter dieser Akkolade genannten Zwillinge wuchsen also gemeinschaftlich in der Aussaat der gekreuzten Samen. Sie wurden künstlich mit dem eigenen Staub befruchtet und gaben die in der vierten und fünften Spalte verzeich-

neten Kinder. Diese wurden ausgezählt, sobald sie ihre Merkmale unzweifelhaft zeigten, dann aber ließ ich eine meist kleine Anzahl sich zur Blüte und zur Samenbildung weiter entwickeln, um auch in dieser Hinsicht möglichst große Sicherheit zu gewinnen.

Die nächstfolgenden Tabellen sind in derselben Weise angeordnet.

Die Tabellen A. u. B. zeigen, daß aus den Samen der *Laeta* stets nur *Laeta*, aus jenen der *Velutina* stets nur dieser Zwilling hervorgeht. Die Tatsache ist offenbar am wichtigsten für die zweite Generation, daher wurde diese am ausführlichsten studiert. Sie gilt aber auch für das dritte und vierte Geschlecht.



Fig. 52
Oenothera biennis × *Lamarckiana laeta* (Knospen dünn, Brakteen breit). Sept. 1907.



Fig. 53
Oenothera biennis × *Lamarckiana velutina* (Knospen dick, Brakteen rinnig, Conica-Typus). Sept. 1907.

Wie auch sonst häufig der Fall ist, verhalten sich die Blütenmerkmale anders als die vegetativen. In der ersten Generation ist die Größe der Petalen ziemlich wechselnd. In der zweiten treten aber deutlich zwei Typen auf, deren einer doppelt so große Blüten hat als der andere. Im Sommer 1911 befruchtete ich von *O. muricata* × *Lamarckiana* in der zweiten Generation zwei *Velutina*-Exemplare von beiden Typen und es zeigte sich 1912, daß jedes in der dritten Generation eine auch in bezug auf die Blüte einförmige Rasse gab. Von der großblütigen haben im ganzen 38, von der kleinblütigen 43 Exemplare geblüht. Auf keinen Individuum wich die Größe der Blumenblätter wesentlich vom Mittel der betreffenden Rasse ab.

Von *Oen. muricata* × *Lamarckiana* habe ich eine *Velutina*-Rasse während sechs Generationen kultiviert und einförmig gefunden. Es war eine großblütige Rasse, durch Auswahl eines solchen Samenträgers in der zweiten Generation erhalten, ähnlich wie die auf Tafel XVIII abgebildete Pflanze. Sie war späterhin in allen Exemplaren auffallend schön und großblütig. Ich kultivierte die folgenden Anzahlen von Individuen; von ihnen haben etwa die Hälfte geblüht[1]).

Oenothera muricata × *Lamarckiana*. Konstanz der *Velutina*

	O. laeta	*O. velutina*	*Laeta* aus *Velutina*
Kreuzung 1901	—	—	—
1. Generation 1902	35	35	—
2. „ 1903—4	—	27	0
3. „ 1905	—	53	0
4. „ 1907	—	60	0
5. „ 1908	—	81	0
6. „ 1909	—	52	0

Die weiteren Kulturen, aus späteren Kreuzungen, sind in der folgenden Tabelle zusammengebracht.

Oenothera hybrida laeta und *velutina*

Konstanz in der zweiten und den folgenden Generationen

C. *O. muricata* × *Lamarckiana*

	Kreuzung	Gen.	Bastard	*Laeta*	*Velutina*	Blüh.	Kultur
O. muricata × *Lamarckiana*	1903	II	*Laeta*	4	0	1	1907
			Velutina	0	179	45	07
„ „ × „	1905	II	*Laeta*	47	0	18	08
			Velutina	0	133	25	11
		III	*Laeta*	54	0	15	09
		IV	*Laeta*	60	0	10	10
„ „ × *brevistylis*	1905	II	*Laeta*	39	0	37	07
			Velutina	0	54	44	07
„ „ × *scintillans*	1908	II	*Laeta*	93	0	0	10
			Velutina	0	202	0	10
Im ganzen				297	568	195	

Diese Tabelle bestätigt das oben für *Oen. biennis* gefundene Ergebnis. Dasselbe tun die beiden folgenden, in deren einer die *Lamarckiana* als Mutter fungierte, während sie für die andere mit einer isogamen Art gekreuzt wurde.

D. *Oen. Lamarckiana* × *biennis Chicago*

	Kreuzung	Gen.	Bastard	*Laeta*	*Velutina*	Blüh.	Kultur
O. Lamarckiana × *biennis Chicago*	1905	II	*Laeta*	54	0	15	1909
			Velutina	0	75	27	08
		III	*Laeta*	60	0	10	10
		III	*Velutina*	0	126	40	10
Im ganzen				114	201	92	

[1]) On twin hybrids, *Bot. Gazette* T. 44, S. 406, Dez. 1907.

E. *Oen. Lamarckiana* und *O. Cockerelli*

	Kreuzung	Gen.	Bastard	*Laeta*	*Velutina*	Blüh.	Kultur
O. Lamarckiana × *Cockerelli*	1907	II	*Laeta*	117	0	30	1909
			Velutina	0	114	30	09
		III	*Velutina*	0	170	59	11
„ *Cockerelli* × *Lamarckiana*	1907	II	*Laeta*	54	0	15	09
			Velutina	0	54	15	09
Im ganzen				171	338	149	

Über die Einförmigkeit der zweiten und der folgenden Generationen in allen diesen Fällen[1]) möchte ich noch bemerken, daß sie zum Teil dadurch bedingt ist, daß jedesmal die Samen von nur einer bezw. nur zwei selbstbefruchteten Pflanzen der vorherigen Generation ausgesät wurden. In dem ersten Geschlecht ist die Einförmigkeit oft keine so große wie später, da ja untergeordnete Merkmale sich oft anders verhalten, wie ich dieses an dem Beispiel der Blütengröße schon mehrmals betont habe (vergl. S. 119). Die Wahl bedingt dann aber für späterhin auch für diese Eigenschaften die Einförmigkeit.

§ 4. *Laeta*-Spaltung in den späteren Generationen (*O. Hookeri-laeta*)

In dem vorhergehenden Paragraphen wurde dargetan, daß die Zwillingsbastarde *Laeta* und *Velutina* sich in den folgenden Generationen als konstante Rassen erweisen. Dieses gilt für die Zwillinge, welche *O. Cockerelli*, *O. muricata*, *O. biennis*, *O. biennis Chicago* und *O. Millersi* aus *O. Lamarckiana* entstehen lassen. Für *O. strigosa* habe ich nur die erste Generation untersucht. Es erübrigt von den studierten Arten nur *O. Hookeri.*

Diese Art verhält sich in manchen Versuchen anders als die übrigen. Sie ist die einzige, welche unter den älteren Arten (bei Versuchen mit Ausschluß der *O. Lamarckiana*) Spaltungen bedingt (*O. Hookeri* × *biennis* usw., vergl. II Kap. IV, S. 100). Sie bewirkt auch in doppeltreziproken Kreuzungen oft weitgehende Spaltungen, und endlich veranlaßt sie die *Laeta* und *Velutina* in $^1/_4$ und $^3/_4$ der Keimlinge aufzutreten, anstatt wie sonst in etwa gleicher Anzahl. Sie ist bis jetzt auch die einzige, deren *Laeta* keine konstante, sondern eine spaltende Bastardrasse ist. Ihre *Velutina* verhält sich in dieser Beziehung wie bei den übrigen Arten.

Die Zwillinge sind bereits im Alter junger Rosetten deutlich unterschieden und für das Auszählen geeignet. Aber die Differenzen sind kleine, und es bedarf einiger Übung, sie scharf zu sehen. Die Fig. 54 stellt zwei gleichaltrige und aus derselben Kultur genommene Pflänzchen dar, welche die von mir gewählten Merkmale zeigen. Ich achtete in diesem Alter namentlich auf die halberwachsenen Blätter (× × in den Figuren). Diese sind bei der *Velutina* schmal, fast linealisch und grau

[1]) Auch *O. (Millersi* × *Lamarckiana) laeta* und *velutina* fand ich in der zweiten Generation einförmig (vergl. oben S. 124).

behaart; bei der *Laeta* aber lanzettlich und grasgrün. Die Seitennerven stehen bei der *Velutina* in engen, bei der *Laeta* aber in weiten Winkeln vom Mittelnerven ab und dieses bildet meist ein sehr klares und zuverlässiges Merkmal. Später werden die Blätter allerdings breiter, die



Fig. 54
Oenothera (Hookeri × Lamarckiana) laeta (unten) und *velutina* (oben). Die *Laeta* mit breiteren, länger gestielten Blättern und größeren Nervenwinkeln (Anfang Juli 1910)

Nervenwinkel dadurch größer, und dadurch verliert sich dieser Unterschied nach und nach.

Wie bereits bemerkt, sind die *Velutina* aus *O. Hookeri* × *Lamarckiana* stets grün und kräftig, diejenigen aus der reziproken Kreuzung aber meist zum größeren Teile gelblich und schwach. Dieser Unterschied erhält sich dann, wenigstens in hohem Grade, in den späteren Generationen, indem aus grünen Müttern eine vorwiegend grüne, aus gelben Samenträgern aber eine wesentlich gelbliche Nachkommenschaft hervorgeht. Ich habe dieses Verhältnis mehrfach beobachtet, sowohl hier als nach der Kreuzung von *O. Hookeri* mit Mutanten von *O. Lamarckiana* (z. B. *O. nanella* × *O. Hookeri*) und gleichfalls bei einigen Bastarden anderer Arten (z. B. *O. Cockerelli* × *biennis* S. 66)[1].

Die *Laeta* und *Velutina* der späteren Generationen gleichen den vorherbeschriebenen der ersten Generation (Tafel XIII und XIV) völlig, und bedürfen daher keiner besonderen Beschreibung. Auch fanden die Kulturen stets in derselben bereits besprochenen Weise statt.

Somit gebe ich jetzt meine Versuche in der Form von Stammbäumen.

A. Kreuzung von *Oenothera Hookeri* mit *O. Lamarckiana*

Kreuzung	1907	*Hookeri* × *Lamarckiana*		
1. Generation	1908	*Laeta*		*Velutina*
2. Generation	1909	*Laeta*	*Velutina*	*Velutina*
3. Generation	1910	*Laeta*	*Velutina*	

B. Die reziproke Kreuzung

Kreuzung	1907	*Lamarckiana* × *Hookeri*		
1. Generation	1908	*Laeta*		*Velutina*
2. Generation	1909	*Laeta*	*Velutina*	*Velutina*
3. Generation	1911	*Laeta*	*Velutina*	

Wie man sieht, laufen die beiden Stammbäume völlig parallel. Es entstehen jedesmal nur zwei Formen, von denen die *Laeta* sich stets spalten. Nicht spaltende *Laeta* fand ich nicht. Allerdings habe ich jedesmal die Nachkommenschaft einer einzigen selbstbefruchteten *Laeta* untersucht, mit Ausnahme der ersten Generation des ersten Versuches, für die ich 1912 die Samen zweier weiteren *Laeta*-Exemplare ausgesät habe. Diese sind in der folgenden Tabelle unter C angegeben. Die Zahl der untersuchten Individuen (6 *Laeta*) ist allerdings noch eine geringe.

Dafür habe ich aber in den Kreuzungen von *O. Hookeri* × *nanella*, *O. nanella* × *Hookeri* und *O. lata* × *Hookeri* genau dieselben Spaltungserscheinungen gefunden, wie im vierten Abschnitt behandelt werden soll. Ich folgere somit, daß es nur zwei Typen und keine nicht spaltbaren *Laeta* gibt, daß die ganze Erscheinung somit eine einseitige ist.

[1]) Vergl. oben Abschn. II Kap. II § 7 S. 79 und § 9 S. 84.

Vergleicht man diese beiden Stammbäume mit den oben für *O. Hookeri* × *biennis* und *O. biennis Chicago* × *Hookeri* gegebenen (S. 104), so findet man einen fast vollständigen Parallelismus. Nur fangen dort die Spaltungen erst in der zweiten Generation an.

Zur Vervollständigung gebe ich jetzt die Zahlenverhältnisse der beiden Versuche. Sie umfassen die Anzahl der kultivierten Exemplare, so wie der in jeder Generation bis zur Fruchtbildung beobachteten Individuen der beiden Typen (l = *Laeta*, v = *Velutina*) und endlich den in Prozenten umgerechneten Gehalt an diesen beiden Formen.

A. *O. Hookeri* × *Lamarckiana*

		Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	Blühend
1. Generation	1908	76	22	78	5 l. + 19 v.
2. „ aus *Laeta* . .	1909	114	10	90	12 l. + 3 v.
3. „ „ „ . . .	1911	119	40	60	8 l. + 17 v.
2. „ „ *Velutina* .	1909	54	0	100	15 v.

B. *O. Lamarckiana* × *Hookeri*

		Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	Blühend
1. Generation	1908	45	11	89	3 l. + 24 v.
2. „ aus *Laeta* . .	1909	53	21	79	8 l. + 6 v.
3. „ „ „ . . .	1911	132	48	52	10 l. + 9 v.
2. „ „ *Velutina* .	1909	54	0	100	15 v.

C. *O. Hookeri* × *Lamarckiana*

		Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %
2. Generation aus *Laeta* . .	1912	118	23	77
2. „ „ „ . .	1912	120	52	48

Schließlich erübrigt uns noch die Frage nach der Ursache der geschilderten Spaltungserscheinungen der *O. Hookeri-laeta*. In der Einleitung zu diesem Paragraphen haben wir gesehen, daß sich die Bastarde der *O. Hookeri* in manchen Fällen spalten, wenn diejenigen verwandter Arten konstant bleiben. Es deutet dieses auf besondere erbliche Eigenschaften der *O. Hookeri* hin, auf welche ich indessen hier nicht eingehen werde.

Vielmehr muß ich mich auf die Frage beschränken, ob die *Laeta*-Pangene in der *O. Hookeri-laeta* sich im labilen Zustande oder in Bastardverbindung befinden (vergl. oben S. 112). Wären sie beiderseits labil, so müßte die Rasse selbst konstant sein. Wären sie einerseits labil und im anderen Geschlecht inaktiv, so würden zwar bei Selbstbefruchtung Spaltungen eintreten, aber bei Kreuzungen mit anderen Arten würden die beiden Geschlechter sich in verschiedener Weise verhalten. Dem ist nun aber nicht so, wie wir bald sehen werden. Auch liegt es auf der Hand, anzunehmen, daß die Verbindung zweier isogamer Arten, wie *O. Hookeri* und *O. Lamarckiana*, wiederum isogame Nachkommen geben würde.

Es erübrigt somit namentlich die Möglichkeit, daß die *O. Hookeri-laeta* die betreffenden Pangene in Bastardverbindung enthält, daß sie somit einfach einen Bastard von *O. laeta* und *O. velutina* darstellt, sei es, daß die tätigen *Laeta*-Pangene dabei aktiv oder labil sind. Wir können diesen Zustand durch die Formel L + i andeuten (= *Laeta* + inaktiv).

Hieraus läßt sich folgern, daß diese *Laeta*:

1. bei Selbstbefruchtung sich spalten muß,
2. durch *O. Hookeri* sowie durch *O. Hookeri velutina* gespalten werden muß,
3. die *Lamarckiana* selbst spalten wird,

und zwar jedesmal in beiden Geschlechtern. Die Formel lab. × inakt. würde für die Fälle sub 2 und 3 nur in einem Geschlecht Spaltung erwarten lassen.

Die verschiedenen erwähnten Verbindungen habe ich mit den *Laeta*-Zwillingen aus *O. Hookeri* × *O. Lamarckiana* ausgeführt, da deren Nachkommen alle grün sind. Die

Kreuzungen wurden 1910 gemacht und die Samen 1912 ausgesät, mit Ausnahme der beiden reziproken Verbindungen der Zwillinge unter sich, welche 1909 stattfanden (Aussaat 1910).

Ich gebe jetzt die erhaltenen Resultate in tabellarischer Form, und stelle jedesmal die beiden reziproken Kreuzungen untereinander. Für die Versuche von 1910 diente eine Wiederholung der Kultur der ersten Generation.

A. Kreuzungen von *O. (Hookeri × Lamarckiana) laeta*

Kreuzung	Anzahl der Indiv.	*Laeta* %	Berechnung
O. laeta × Lamarckiana . . .	129	11	(L + i) × lab.
O. Lamarckiana × laeta . . .	131	24	lab. × (L + i)
O. laeta × Hookeri	125	22	(L + i) × inakt.
O. Hookeri × laeta	69	14	inakt. × (L + i)
O. velutina × laeta	80	12 [1]	inakt. × (L + i)
O. laeta × velutina	80	25	(L + i) × inakt.

B. Kreuzungen von *O. (Hookeri × Lamarckiana) velutina*

Kreuzung	Anzahl der Indiv.	*Laeta* %	Berechnung
O. velutina × Lamarckiana . . .	56	32	inakt. × lab.
O. Lamarckiana × velutina . . .	131	18	lab. × inakt.
O. velutina × Hookeri	120	0	inakt. × inakt.

Die aus den Formeln zu berechnenden Prozentzahlen stimmen zu den Ergebnissen der Zählungen nicht, und dieses deutet auf noch unbekannte Pangen-Verkoppelungen hin, stimmt aber mit dem sonstigen Verhalten der Bastarde von *O. Hookeri* überein. Abgesehen davon bestätigen die Versuche die Annahme, daß die *O. Hookeri-laeta* sich isogam verhält und die betreffenden Pangene nicht im labilen Zustande, sondern in Bastardverbindung enthält.

§ 5. Die *Laeta*-Pangene im Blütenstaub der Zwillinge.

Bei der Besprechung der konstanten Bastardrasse *O. Lamarckiana × biennis* im letzten Kapitel dieses Abschnittes (siehe unten, Fig. 70 bis 72) werden wir sehen, daß für das Eintreten einer Spaltung in der ersten Generation nach einer Kreuzung zwei Bedingungen erfüllt sein müssen. Der eine Elter muß die fragliche Eigenschaft im spaltungsfähigen Zustande enthalten, der andere muß aber das entsprechende Spaltungsvermögen besitzen. Fehlt das eine oder das andere dieser beiden Eigenschaften, so tritt keine Spaltung ein.

Diesen Satz wollen wir bereits jetzt benutzen für die Beantwortung der Frage, in welchem Zustande sich die die Blattbreite regelnde Eigenschaft in den beiden Zwillingen *Laeta* und *Velutina* befindet. Es leuchtet dabei sofort ein, daß sich nicht von vornherein entscheiden läßt, ob sie im Pollen und in den Eizellen in derselben Lage übertragen wird, daß somit die Untersuchung die Sexualzellen getrennt zu berücksichtigen haben wird.

Anderseits liegt es auf der Hand anzunehmen, daß die verschiedenen Typen einerseits der *Laeta* und anderseits der *Velutina* sich in dieser Beziehung denselben Regeln fügen oder doch keine wesentlichen

[1]) Eine Wiederholung dieses Versuches nach der Formel *O. (Lam. × Hookeri) velutina × laeta* gab 18% *Laeta*.

Unterschiede zeigen werden. Aus diesem Grunde habe ich meine Versuche fast ausschließlich auf die Zwillinge der nahezu rein heterogamen Arten *O. biennis* L. und *O. muricata* L. beschränkt, und nur hin und wieder auch diejenigen der *O. biennis Chicago* mit ihnen verglichen. Es dürfte dieses um so eher geschehen, als bei der Analyse der Mutanten der *O. Lamarckiana* die entsprechenden Bastarde der *O. Hookeri* und der *O. Cockerelli* vielfach studiert wurden, und diese im allgemeinen zu einer Bestätigung des jetzt Folgenden führten (vergl. Abschn. IV Kap. IV, über *Oen. nanella*).

Die erste Frage, welche an uns herantritt, ist die, ob der Blütenstaub der Zwillinge dieselben erblichen Eigenschaften hat wie die *O. Lamarckiana* selbst. Sie bezieht sich offenbar auf die Blattbreite und die mit dieser korrelativ verbundenen Kennzeichen, nicht auf die bereits mehrfach besprochene Größe der Blüten und die damit zusammenhängenden Eigentümlichkeiten. Denn diese letzteren verhalten sich bei den jetzt zu behandelnden Kreuzungen genau so wie bei den bisher beschriebenen, und sollen deshalb hier ein für alle Mal ausgeschlossen, bezw. nur gelegentlich erwähnt werden.

Zunächst darf aus unseren Erfahrungen über die Heterogamie (vergl. auch III Kap. II § 2 S. 119) gefolgert werden, daß dem Pollen von *Laeta* und *Velutina* die vegetativen Erbteile der *O. biennis* bezw. der *O. muricata* völlig abgehen. Denn diese können nicht vom Großvater durch die Mutter auf die Großkinder übertragen werden, also nicht von der *Biennis* auf den Pollen ihrer *Laeta* und auf dessen Nachkommen, usw. Die Erfahrung wird diesen Satz so vielseitig beweisen, daß es überflüssig wäre, darauf hier noch speziell einzugehen. Es enthält somit der Pollen der *Laeta* und der *Velutina* die betreffenden Erbteile der *Lamarckiana* rein. Aber in welchem Zustande?

Untersuchen wir zunächst, ob die fragliche Eigenschaft im Pollen der *Laeta* und der *Velutina* in derselben Weise spaltungsfähig ist wie bei der *Lamarckiana*. Dazu haben wir in den Formeln der Selbstbefruchtung: *Laeta* × *Laeta* = konstant und *Velutina* × *Velutina* = konstant, jedesmal den Pollen durch den der *Lamarckiana* zu ersetzen. Oder mit anderen Worten, wir müssen die beiden Zwillinge mit dieser Spezies befruchten. Die Versuche fanden in derselben Weise statt wie sonst, und brauchen deshalb nur in tabellarischer Form mitgeteilt zu werden.

Die in diesen Versuchen entstehenden *Laeta* und *Velutina* führten jedesmal den speziellen Typus, der der für die Kreuzung als Großmutter benutzten heterogamen Art entspricht. Unter den *Laeta* kommen jedoch mehrfach abweichende Exemplare vor, welche sich der *Lamarckiana* mehr nähern. Hier tritt vielleicht eine andere Eigenschaft, welche ich aber nicht näher untersucht habe, ins Spiel. Auch weichen die Prozentzahlen nicht unwesentlich von denjenigen der binären Kreuzungen ab.

Bastarde von *Oen. hybr. laeta* und *velutina* mit *O. Lamarckiana*

	Kreuzung	Kultur	Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	Blühend
O. (bienn. × *Lam.) laeta* × *Lam.*	07	08	54	89	11	24 l. + 6 v.
„ „ × „ „ × *blanda*	07	08	30	94	6	28 l. + 2 v.
„ *(muric.* × „ *)* „ × *Lam.*	05	07	55	72	28	40 l. + 15 v.
„ *(* „ × *rubrin.)* „ × „	05	09	30	83	17	5 l. + 25 v.
„ *(* „ × *nan.)* „ × „	08	09	54	58	42	20 l. + 10 v.
„ *(bienn.* × *Lam.) velutina* × „	10	11	40	88	12	25 l. + 2 v.
„ *(muric.* × „ *)* „ × „	05	07	148	38	62	29 l. + 15 v.
„ *(* „ × „ *)* „ × „	10	11	68	23	77	10 l. + 30 v.
Im ganzen:			479	68	32	181 l. + 105 v.

Jedenfalls geht aber aus diesen Versuchen hervor, daß die Eizellen der *Laeta* und der *Velutina* die Erbteile der *Lamarckiana* zu spalten vermögen, während sie solches mit ihrem eigenen Pollen nicht tun können. Diesem Pollen geht also die Spaltbarkeit der *Lamarckiana* ab.

Aus diesem Ergebnis darf man aber noch nicht folgern, daß die die Blattbreite bestimmenden Erbteile im Pollen der *Laeta* und in dem der *Velutina* sich in derselben Lage befinden. Dem ist denn auch tatsächlich nicht so, und dieses geht aus ihrem Verhalten gegenüber den reinen großmütterlichen Arten hervor. Durch diese werden sie allerdings auch nicht gespalten, aber die *Laeta* bleibt *Laeta* und die *Velutina* bleibt *Velutina*. In der ersteren ist die fragliche Eigenschaft somit aktiv, in der zweiten aber im inaktiven Zustande vorhanden.

Ich gebe zunächst die Beschreibung zweier Versuche, sowie eines besonderen nach demselben Schema verlaufenden Falles und fasse dann diese mit einigen weiteren in tabellarischer Form zusammen. Die Versuche gehören, wie sofort einleuchtet, zum Typus der iterativen Kreuzungen (Abschn. II Kap. III § 4 S. 94).

O. biennis × (biennis × Lam.) laeta. Ich komme jetzt somit zu den iterativen Bastarden, von denen erwartet wird, daß sie sich verhalten wie der binäre, von dem sie abstammen. Nur die Größe der Blüten dürfte etwas herabgesetzt erscheinen. Die Kreuzung machte ich 1907 und hatte 1908 eine Kultur von 48 Exemplaren, von denen 13 geblüht haben, während die übrigen teils im Juli ausgerodet wurden, teils bis in den September ohne Stengel blieben. Sie waren in jedem Alter genau dem binären Bastard *O. (biennis × Lam.) laeta* gleich.

O. muricata × (muricata × Lam.) velutina. Kreuzung 1907, Kultur 1908 mit 70 Exemplaren, von denen 20 geblüht haben. Alle genau *Velutina*. Zweite Kultur 1909 mit 45 Exemplaren, unter denen 30 blühende, und mit demselben Ergebnis. Eine zweite Generation erzog ich 1909 aus 1908 geernteten reinen Samen des subternären Bastardes. Ich erhielt wiederum 30 blühende und 30 nur bis zum Juli kultivierte Pflanzen, welche sämtlich den Eltern gleich waren. Eine Spaltung oder eine Verschiebung der Merkmale trat also weder in der ersten noch in der zweiten Generation auf.

O. muric. × muric. × (muricata × Lam.) velutina. Den Blütenstaub des vorhergehenden subternären Bastardes brachte ich 1909 auf die Narben von *O. muricata* und

erhielt somit 1910 den quaternären iterativen Bastard. Auch dieser war einförmig, nutierte nicht, und war graugrün und nicht bläulichgrün wie *Muricata*. Es waren 30 blühende Pflanzen nebst 30 Rosetten, welche im Juli ausgerodet worden waren. Sie



Fig. 55

Oenothera (muricata × Lamarckiana) laeta, aus der ersten Generation einer 1909 gemachten Kreuzung. Anfang Sept. 1910.

waren in jeder Hinsicht während des ganzen Sommers der binären *Velutina* durchaus gleich, nur war die Größe der Petalen deutlich abgenommen. Diese erreichten nur etwa 2, anstatt 4 cm.



Fig. 56

Oenothera (muricata × Lamarckiana) velutina. Aus derselben Kultur wie Fig. 55 und am selben Tage aufgenommen. Fast verblühte Rispe.

Kreuzung von *O. biennis* und *O. muricata* mit *Oen. hybrida laeta*

	Indiv.	Blühend	Ergebnis
O. bienn. × *(bienn.* × *Lam.) laeta*	48	11	Einf.: *laeta*[1]
„ „ × („ × *bienn.* × *Lam.) laeta*	80	30	„ „
„ „ × („ × *rubrinervis)* „	70	20	„ „
„ „ × *(muric.* × „) „	45	20	„ „
„ *muric.* × („ × „) „	100	20	„ „

In den vier ersteren Fällen war der Bastard der *O. (bienn.* × *Lamarckiana) laeta*, im letzteren aber der *O. muricata* × *Lamarckiana) laeta* durchaus gleich. Wie bei sonstigen iterativen Kreuzungen waren hier somit überall die zentralen Eltern ausgeschaltet. Für den ersten und vierten Versuch wurde die zweite Generation untersucht und einförmig und der ersten gleich gefunden (1909). Die Kreuzungen fanden mit Ausnahme der zweiten, 1907 und die Kulturen 1908 statt; die in der zweiten Zeile erwähnte Befruchtung wurde 1909 vorgenommen und ihre Samen 1910 ausgesät.

Kreuzung von *O. biennis* und *O. muricata* mit *Oen. hybrida velutina*

	Indiv.	Blühend	Ergebnis
O. bienn. × *(muric.* × *Lam.) velutina* . . .	160	10	Einf.: *velutina*
„ *muric.* × („ × „) „ . . .	70	20	„ „
„ „ × („ × *muric.* × *Lam.) velutina*	60	30	„ „
„ *bienn.* × *(bienn.* × *rubrinervis)* „	70	11	„ „
„ *muric.* × („ × „) „	120	20	„ „

Kreuzungen 1907, Kulturen 1908, mit Ausnahme von Nr. 3 (1909 und 1910).

Im ersten und vierten Versuch waren die Bastarde der *O. (biennis* × *Lamarckiana) velutina* gleich, in den drei anderen aber der *O. (muricata* × *Lamarckiana) velutina*. Auch diese Kreuzungen fügen sich somit den für die iterativen Verbindungen geltenden Regeln. Die zweite Generation war gleich der ersten, einförmig, in dem ersten und vierten Versuch dieser Reihe (1909).

Aus diesen Versuchen geht unmittelbar hervor, daß die *Laeta*-Pangene sich im Pollen der *Laeta* und der *Velutina* in verschiedenen Zuständen befinden, sowie daß sie, wie wir auch oben fanden, nicht spaltbar sind. Daraus läßt sich aber folgern, daß sie im Pollen der *Laeta* die in dieser zur Schau tretende aktive Eigenschaft bedingen, während sie im Pollen der *Velutina* inaktiv sind und die Latenz der Eigenschaft bewirken.

§ 6. Die *Laeta*-Pangene in den Eizellen der Zwilllinge

In bezug auf die Eizellen der Zwillinge läßt sich aus den Regeln der Heterogamie folgern, daß die Erbstücke des weiblichen Sexualtypus der elterlichen Arten in ihnen völlig vertreten sein müssen. Sie enthalten sowohl die betreffenden Eigenschaften der *Oen. biennis* bezw. der

[1]) Einförmig *laeta*.

Oen. muricata als anderseits diejenigen der isogamen *Lamarckiana*. Die Bastarde verdanken den ersteren Erbteil also ihrer Mutter und übertragen ihn selbst auf ihre Nachkommen durch ihre Eizellen und nicht durch ihren Pollen. Das im vorigen Paragraphen beschriebene Vermögen der Eizellen der Zwillinge, die *Lamarckiana* zu spalten, verdanken sie offenbar diesen Erbschaften.

Unsere Frage ist somit, wie sich die von der *Lamarckiana* übernommenen Träger der Breitblättrigkeit in ihnen verhalten. Sind sie spaltbar oder nicht, und falls nicht, sind sie aktiv oder inaktiv? Die Frage nach der Spaltbarkeit können wir mit Hilfe des Pollens solcher Arten beantworten, in denen dieser das Spaltungsvermögen besitzt. Das sind also *Oen. Hookeri, O. biennis Chicago, O. Cockerelli* und *O. strigosa*, und ich habe für die Kreuzungen die beiden ersteren gewählt. Die Versuche sind in der üblichen Weise ausgeführt worden und sollen daher nur in tabellarischer Form folgen: sie umfassen auch die beiden durch die *O. biennis Chicago* hervorgerufenen Zwillinge.

Kreuzung von *Oen. hybrida laeta* mit *O. Hookeri* und *Oen. biennis Chicago*

	Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	Blühend
O. (bienn. × Lam.) laeta × Hookeri .	67	94	6	20 l. + 1 v.
„ *(muric. ×* „ *)* „ *×* „ .	69	61	39	4 l. + 5 v.
„ *(Lam. × bienn. Chic.)* „ *×* „ .	70	50	50	12 l. + 10 v.
„ *(muric. × Lam.) laeta × bienn. Chicago* .	148	48	52	31 l. + 25 v.

Kreuzungen Nr. 1—3 1910, Nr. 4 1905. Kulturen 1911 bezw. 1907.

In den Eizellen der *Laeta* sind die *Laeta*-Pangene somit spaltungsfähig.

Kreuzung von *Oen. hybrida velutina* mit *O. Hookeri* und *O. biennis Chicago*

Kreuzung	Indiv.	Blühend	Ergebnis
O. (bienn. × Lam.) velutina × bienn. Chicago	54	30	*Velutina* [1])
„ *(muric. ×* „ *)* „ *×* „ „	63	30	„
„ *(bienn. ×* „ *)* „ *× Hookeri* . . .	70	10	„
„ *(muric. ×* „ *)* „ *×* „ . . .	53	11	„
„ *(Lam. × bienn. Chicago) velut. ×* „ . . .	65	15	„

Kreuzungen Nr. 1—2 1907, Nr. 3—5 1910: Kulturen 1909 bezw. 1911. Bastarde von Nr. 1—2 der *O. (Lam. × bienn. Chicago) velutina*, jene von Nr. 3—5 der *O. (Lam. × Hookeri) velutina* gleich.

In den Eizellen der *Velutina* sind die *Laeta*-Pangene somit nicht spaltungsfähig, sondern geben nur wieder die *Velutina* und sind somit inaktiv.

Fassen wir dieses Ergebnis mit demjenigen des vorigen Paragraphen zusammen, so finden wir, daß die Pangene der Breitblättrigkeit in den Eizellen der *Laeta* spaltbar oder labil sind, wie in der *Lamarckiana*, in ihrem Pollen aber nicht spaltbar und aktiv sind. In der *Velutina* dagegen sind sie beiderseits inaktiv. Mit diesem Ergebnis steht die Konstanz der beiden Zwillinge in den späteren Generationen durchaus im Einklang

[1]) Einförmig *Velutina*.

Wir haben also:

Oen. hybr. laeta = ♂ aktiv / ♀ labil = konstant *Laeta*

Oen. hybr. velutina = ♂ inaktiv / ♀ inaktiv = konstant *Velutina*

§ 7. Kreuzungen von *Oen. hybrida laeta* mit *Oen. hybrida velutina*

Das Ergebnis des vorigen Paragraphen läßt sich in sehr überzeugender Weise einer Prüfung unterziehen, und zwar durch die Kreuzung der beiden reziproken Zwillinge miteinander. Diese Versuche geben überdies eine Kontrolle für unsere ganze Auffassung der Vorgänge ab und sollen deshalb hier in entsprechender Weise beschrieben werden. Es läßt sich nämlich das zu erwartende Resultat im voraus berechnen. Kreuzt man *Oen. hybr. laeta* mit *Velutina*, so verbindet man die labilen



Fig. 57
Oenothera (biennis × *Lamarckiana) laeta.* Überwinternde Rosette im November 1910. Um die Breitblättigkeit zu zeigen.

Pangene der Eizellen der ersteren mit den inaktiven des Pollens der letzteren Form. Labile Pangene aber bedingen die Spaltbarkeit, inaktive das Spaltungsvermögen. Wir erwarten hier also eine Spaltung, welche wiederum *Laeta* und *Velutina* ans Licht wird treten lassen. Befruchtet man dagegen die *Velutina* mit der *Laeta*, so verbindet man inaktive Pangene mit aktiven, und dieses bewirkt, wenigstens in der ersten Generation, keine Trennung. Die Erfahrung hat beide Folgerungen völlig bestätigt.

Für die Ausführung der Versuche habe ich hauptsächlich die durch *O. muricata* bewirkten Zwillinge gewählt. Sie enthalten in ihren Eizellen die weiblichen Erbteile dieser Art, während die erblichen Eigenschaften ihres Pollens von der *Lamarckiana* herrühren. Ich benutzte im Sommer 1908 die zweite Generation von *Oen. (muricata* × *Lamarckiana) laeta* und die vierte von *Oen. (muricata* × *Lamarckiana) velutina*

und pflanzte die Nachkommen 1909 auf zwei benachbarten Beeten von je 1 qm aus. Bereits Ende April, als ich das Auspflanzen vornahm, waren die Unterschiede auffallend deutlich und konnte ich die beiden Typen auszählen. Aus der Kreuzung *Laeta* × *Velutina* hatte ich 63 Pflanzen, von denen 70 % *Laeta* und 30 % *Velutina* waren. Aus der reziproken Verbindung *Velutina* × *Laeta* hatte ich nahezu gleichviele Pflanzen (62), welche aber keine Spur eines Unterschiedes zeigten. Ich trennte dann das Beet für die ersteren in zwei Teile und gruppierte einerseits die *Velutina*, anderseits die *Laeta* zusammen, weil dies bei der großen Differenz in der im Sommer zu erreichenden Höhe



Fig. 58

Oenothera (biennis × Lamarckiana) velutina. Nov. 1910, im gleichen Alter wie Fig. 57.

offenbar für die Entfaltung der Merkmale von Vorteil sein mußte. Dazu erleichterte es die Kontrolle während der ganzen Periode der Kultur, während der ich die Beete fast alltäglich beobachtete. Die Unterschiede nahmen stets zu, die eine Gruppe entfaltete alle oben beschriebenen Merkmale der *Muricata-velutina*, die beiden anderen die so weit abweichenden Kennzeichen der *Laeta*. Die *Velutina* wurden sehr einförmig und erreichten 1—1,5 m Höhe, die *Laeta* zeigten unter sich kleine Differenzen, waren alle aber weit von den *Velutina* verschieden und erreichten meist weit über 2 m.

Zur Kontrolle dieses Ergebnisses habe ich noch eine Reihe weiterer Versuche angestellt, deren Zahlen man mit den obigen in den folgenden Tabellen finden wird.

A. *Oen. hybr. laeta* × *velutina* (Pg. labil × inaktiv; Erwartung: Spaltung)

Kreuzung	Indiv.	Blühend	*Laeta* %	*Velut.* %
O. (muric. × *Lam.) laeta* × *(muric.* × *Lam.) vel.*	63	29 l. + 17 v.	70	30
„ („ × „) „ × („ × *nan.)* „	54	13 l. + 8 v.	54*	46
„ („ × *nan.)* „ × („ × „) „	60	12 l. + 9 v.	40*	60
„ („ × „) „ × („ × *Lam.)* „	54	8 l. + 7 v.	57	43
„ *(bienn.* × *Lam.)* „ × *(bienn.* × „) „	78	25 l. + 3 v.	96	4
„ („ × *nan.)* „ × („ × *nan.)* „	70	30 l. + 3 v.	96*	4



Fig. 59
Oenothera (muricata × *Lamarckiana) laeta* × *O. (muric.* × *Lam.) velutina. Laeta*-Pflanze, Sept. 1909.

Kreuzungen der *Muricata*-Zwillinge 1908, Kultur 1909, der beiden anderen 1909, Kultur teils 1910, teils 1911. Zählungen beim Auspflanzen und Bestätigung während der Blüte. Die Zahl der blühenden Exemplare ist für die *Laeta* sowie für die *Velutina* einzeln angegeben (dritte Spalte). Die *Velutina* stets einförmig; die *Laeta* oft zum Teil mehr der *Lamarckiana* selbst ähnlich. In den *Nanella*-Kreuzungen (*) ist das *Laeta*-Merkmal derart mit dem *Nanella*-Merkmal assoziiert, daß alle *Laeta* Zwerge sind, alle *Velutina* aber hohe Statur haben (vergl. Abschnitt IV Kap. IV).

B. *Oen. hybrida velutina* × *laeta* (Pg. inaktiv × aktiv; Erwartung: einförmig)

Kreuzung	Indiv.	Blühend	*Laeta* %	Zwerge %
O. (muric. × *Lam.) vel.* × *(muric.* × *Lam.) laeta*	62	40	100	0
„ („ × *nan.)* „ × („ × *nan.)* „	60	21	100	53
„ („ × „) „ × („ × *Lam.)* „	54	13	100	31
„ *(bienn.* × *Lam.)* „ × *(bienn.* × „ „	80	30	100	0
„ („ × *nan.)* „ × („ × *nan.)* „	70	21	100	96



Fig. 60
Oenothera (muricata × *Lamarckiana) laeta* × *(O. muric.* × *Lam.) velutina. Velutina*-Pflanze, Sept. 1909.

Kreuzungen Nr. 1—3 in 1908, Kultur 1909; Nr. 4—5 in 1909, Kultur teils 1910, teils 1911. Die *Laeta* teils reine *Laeta*, teils mehr der *Lamarckiana* ähnlich; in den Versuchen mit *O. nanella* teils hoch, teils Zwerge (Spalte 5).

Diese Tabellen bestätigen somit die am Anfang dieses Paragraphen ausgearbeitete Erwartung.

Die in diesen und ähnlichen Versuchen erhaltenen Bastarde lassen sich zu weiteren Kreuzungen, namentlich mit *Oen. Lamarckiana* × *biennis* (s. unten Kap. IV A § 1) benutzen.

Man erhält dann sehr komplizierte Verbindungen. Von diesen habe ich zahlreiche gemacht und viele auch in den weiteren Generationen verfolgt. Sie geben im allgemeinen die Verbindungen und Spaltungen, welche man aus ihren Formeln berechnen kann. Daneben auch sekundäre Verbindungen von Merkmalen, welche hier außer Betracht fallen, welche aber sehr oft das Auszählen der Haupttypen an den Rosetten unmöglich und an den blühenden Pflanzen sehr schwierig machen. Nur eine Gruppe lohnt es sich hier anzuführen, weil ihr Ausgangspunkt die Frage war, ob durch Kreuzung von Pflanzen mit inaktiven Pangenen mit solchen, welche die entsprechenden Erbstücke im aktiven Zustande enthalten, vielleicht der labile Zustand wieder hergestellt werden kann. Es ist klar, daß diese Frage, falls die Versuche sie bejahen sollten, von sehr hoher theoretischer Bedeutung sein würde, und vielleicht ein Licht auf die ganze Natur der labilen Pangene und auf ihre Beziehungen zu den Mutationsvorgängen werfen würde. Da ihre Lösung aber keineswegs einfach ist, sondern sehr komplizierte Versuche erfordert, muß ich mich vorläufig auf die Angabe beschränken, indem ich mir die weitere Ausarbeitung für später vorbehalte. Die vorläufigen Versuche aber berechtigen zu der Erwartung einer späteren Lösung der Aufgabe. Ich führe sie in tabellarischer Form an, da sie in derselben Weise wie sonst ausgeführt wurden.

Es handelt sich um die Frage, ob die *Laeta*-Bastarde aus *Laeta* × *velutina* bei den Kreuzungen mit solchen Arten, welche die *Lamarckiana* spalten, selbst gespalten werden oder nicht. Meine Versuche beschränken sich auf die Zwillinge von *O. biennis* und auf deren Kreuzung mit den beiden heterogamen und mit einer isogamen Art *(O. Hookeri)*.

Kreuzungen von Bastarden aus *Laeta* und *Velutina* mit spaltenden Arten

Kreuzungen	Indiv.	Blühend	*Laeta* %	*Velutina* %
O. muricata × *(laeta* × *velutina) laeta*	77	15 + 15	64	36
„ *Hookeri* × *(* „ × „ *)* „	80	1 + 20	5	95
„ *biennis* × *(velutina* × *laeta)* „	46	15 + 15	26	74
„ *muricata* × *(* „ × „ *)* „	80	15 + 15	51	49
„ *Hookeri* × *(* „ × „ *)* „	80	1 + 4	12	88
„ *(velutina* × *laeta) laeta* × *Hookeri* . .	60	2 + 4	16	84

Die Kreuzungen fanden 1909, die Kulturen 1910 statt. Die ausgepflanzten Exemplare (30 pro Versuch) haben in den *Muricata*- und *Biennis*-Kulturen sämtlich, in den *Hookeri*-Bastarden nur zum Teil Stengel getrieben und geblüht.

Wie man sieht, trat überall Spaltung ein. Da aber *O. biennis* und *O. muricata* aus *Laeta* wiederum *Laeta*, und aus *Velutina* wiederum *Velutina* machen (S. 138), bleibt die Möglichkeit offen, daß im Pollen von *Laeta* × *velutina* und vom reziproken Bastard die betreffenden Erbstücke der Eltern einfach nebeneinander gelagert sind. Auch dieses würde das Ergebnis erklären. Ebenso in den Kreuzungen mit *O. Hookeri*, bei denen noch die weitere Komplikation der S. 131 erwähnten Spaltung der *Laeta* für sich eintritt. Weitere Versuche haben somit die Entscheidung zu bringen.

Kapitel III

Oenothera hybrida densa und *laxa*

§ 1. Die *Densa*-Zwillinge

Ganz andere Zwillingsbastarde, als die bisher beschriebenen, entstehen, wenn man die breitblätterigen Sexualtypen von *Oenothera biennis Chicago* und *O. cruciata* mit *O. Lamarckiana* oder deren Abkömmlingen

verbindet. Im zweiten Abschnitt haben wir ausführlich dargetan, daß diese beiden Arten zu den heterogamen gehören, d. h. daß sie in ihren männlichen Sexualzellen andere Eigenschaften vererben als in den weiblichen. Ihr weiblicher Sexualtypus ist breitblätterig, der männliche dagegen schmalblätterig (S. 83). Mit der Blattbreite sind zahlreiche andere Merkmale verbunden und im besonderen auch das Verhalten bei den Kreuzungen. Der schmalblätterige männliche Sexualtypus von *Oen. biennis Chicago* spaltet *O. Lamarckiana* in *Oen. hybrida laeta* und *velutina*, und diese beiden Bastarde haben wir im vorigen Kapitel dieses Abschnittes mehrfach besprochen (vergl. Fig. 50—51 S. 123—125). Dagegen geben die männlichen Sexualzellen von *O. cruciata* in ihren Verbindungen mit *O. Lamarckiana* die erst im nächsten Kapitel zu behandelnde *O. hybrida gracilis.*

Die weiblichen Sexualzellen unserer beiden Arten spalten aber die *O. Lamarckiana* und die meisten ihrer Abkömmlinge in die hier zu besprechenden Zwillingsbastarde. Und zwar leisten dieses nur diese zwei Typen, wenigstens unter den bisher untersuchten Arten. Sogar dem breitblätterigen, männlichen Sexualtypus von *O. biennis* geht dieses Vermögen ab (siehe unten Kap. IV § 1 S. 156); er spaltet gar nicht. Ich habe die betreffenden Erscheinungen für *O. biennis Chicago* ausführlich, aber für *O. cruciata* nur nebenbei untersucht und werde mich in meinen Beschreibungen deshalb vorwiegend an die erstere Art halten.

Oenothera hybrida densa und *laxa* treten bei diesen Kreuzungen in der ersten Generation auf. Vermutlich würden sie bei tadelloser Kultur unter einem günstigen Klima zu gleichen Verhältnissen erscheinen, bis jetzt gab es aber stets etwas mehr und oft viel mehr Exemplare von der *Laxa* als von der *Densa*. Die erstere sieht der *O. biennis Chicago* sehr ähnlich und kann als ein abgeleiteter Typus von dieser betrachtet werden (Fig. 61), während die *Densa* eine ganz eigene Form darstellt (Fig. 62). Dazu kommt, daß die *Densa* in meinen bisherigen Versuchen eine konstante Rasse bildet, und auch die Merkmale der *O. nanella* aus den betreffenden Kreuzungen nicht abspaltet, während die *Laxa* in diesen Fällen in den zweiten und den folgenden Generationen Spaltungserscheinungen aufweist. Aber hierauf komme ich bei der Beschreibung der einzelnen Versuche zurück.

Densa und *Laxa* sind voneinander am leichtesten vor der Blüte und während der Fruchtreife zu unterscheiden. Im Anfang der Blüteperiode verschwinden die Merkmale oft zeitweise mehr oder weniger, namentlich wenn die beiden Typen auf dem Beete gemischt und zu dicht stehen. In der Jugend ist die *Densa* breitblätterig, während die *Laxa* schmälere Blätter hat als die *O. biennis Chicago* (Fig. 63a u. 63b), und bei der Fruchtreife sind die Rispen der ersteren dicht, diejenigen der letzteren Form aber locker gebaut (Fig. 64 und 65), daher die Namen. Die Dichte der Rispe läßt sich am besten in der Anzahl der Internodien auf einer gegebenen Länge angeben; ich zählte sie von der untersten Frucht aufwärts über einen halben Meter und fand für *Densa* 53—71,

für *Laxa* im Mittel 30 und für *O. biennis Chicago* im Mittel 35 Internodien. Die Trauben der *Densa* sind also im unteren Teile nahezu doppelt so dicht als die beiden anderen Formen und im Gipfel nimmt außerdem die Dichte bei ihr stark zu (Fig. 65). In diesem Punkte



Fig. 61

Oenothera hybrida laxa-Zwilling aus *O. biennis Chicago* × *Lamarckiana*, Ende Aug. 1910

stimmt die *Densa* mit *O. gigas* überein, deren Fruchtrispen ja auch stets auffallend dicht sind (70 Internodien pro 1/2 m). Außerdem hat *Densa* kürzere wenig behaarte Früchte, kurze und breitere Brakteen von dunklerer Farbe, dünnere und weniger behaarte Blütenknospen, im Vergleich



Fig. 62
Oenothera hybrida densa-Zwilling aus *O. biennis Chicago* × *Lamarckiana*, Ende Aug. 1910.

zu den *Laxa*-Exemplaren desselben Beetes. Auch sind sie weniger hoch wie diese (1,50 m gegen 1,80 m im August) und haben dünnere und schwächere Stengel.

Zu bemerken ist, daß *O. biennis Chicago* × *biennis*, welche dieselbe Mutter hat wie die *Densa*, mit dieser in der auffallenden Dichte der Fruchttrauben übereinstimmt, ja wohl noch etwas dichteren Stand hat



Fig. 63a

Oenothera (biennis Chicago × Lamarckiana) densa

Gipfel eines 60 cm hohen jungen Stammes, von oben gesehen, Anfang Juli 1911.

als sie. Es deutet dieses darauf hin, daß beide Bastarde die fragliche Eigenschaft von ihrer Mutter geerbt haben können.

Die Blätter der *Densa* sind breit, flach, lebhaft grün, während diejenigen der *Laxa* schmäler, oft etwas rinnig und dunkelgrün sind. Dieser Unterschied ist schon in den Rosetten von Wurzelblättern sichtbar, prägt sich dann aber beim Emportreiben des Stengels stärker aus, und ist am deutlichsten, wenn die Pflanzen eine Höhe von etwa einem

halben Meter erreichen, und bevor sie im Gipfel die Anlage der Infloreszenz zu zeigen anfangen (Fig. 63a u. 63b). Namentlich wenn man dabei das ganze Beet von oben betrachtet, sind die beiden Zwillinge leicht auszuzählen. Ich habe sie deshalb für die beiden Figuren von oben herab photographiert, indem ich dazu typische Exemplare aussuchte.



Fig. 63 b

Oenothera (biennis Chicago × Lamarckiana) laxa.

Gipfel eines 60 cm hohen jungen Stammes, von oben gesehen, Anfang Juli 1911.

Vergleichen wir jetzt die *Densa* mit *Oen. hybrida laeta* und die *Laxa* mit *Oen. hybrida velutina.* Die Unterschiede sind auffallend. Die *Densa* sind schwach, dünnstengelig, dünnblätterig, in jeder Hinsicht von feinem Bau. Dagegen sind die *Laeta* grob und stark gebaut, mit dickerem Stengel und dickeren Blättern, und stimmen in der ganzen Tracht mit dem oben beschriebenen *Rigida*-Typus überein (S. 80). Die *Laxa* gleichen mehr der Mutterart, sind wenig behaart, dunkelgrün,

kräftig und hochwüchsig wie diese; ihr fehlen die grauen, rinnigen schmalen Blätter, sowie der schwache und niedrige Bau der *Velutina* durchaus. Namentlich fallen diese Unterschiede stark auf, wenn man die einzelnen Typen in Gruppen von je 20—30 Exemplaren nebeneinander kultiviert, wie das ja in meinen Versuchen stets der Fall zu sein pflegt.



Fig. 64
Oen. (biennis Chicago × Lamarckiana) laxa.
Reife Früchte mit ihren Brakteen. Nov. 1910.



Fig. 65
Oen. (biennis Chicago × Lamarckiana) densa.
Unterer und oberer Teil einer nahezu reifen Fruchtrispe. Nov. 1910.

§ 2. *Densa*-Spaltung durch *Oenothera biennis Chicago*

Im Sommer 1907 habe ich *Oen. biennis Chicago* mit dem Staub der *Lamarckiana* befruchtet und daraus drei Generationen von Bastarden gezogen. Später, 1910, habe ich die Kreuzung wiederholt, da es mir schien, daß ich im Anfang unter zu ungünstigen Bedingungen gearbeitet hatte, um ein normales Zahlenverhältnis festzustellen. Es stellte sich in der zweiten Generation heraus, daß von der *Laxa* eine neue, bis dahin unbekannte Form abgespalten wurde, der ich wegen ihrer schwarzgrünen Belaubung den Namen *Oen. hybrida atra* geben werde. Diese Form ist bis jetzt nur in diesem und den

ihm parallelen Versuchen aufgetreten. Ich gebe jetzt die ganze Kultur in der Form eines Stammbaumes und bemerke dazu, daß fast jedesmal die einzelnen Kulturen zuerst eine zu kleine Ernte gaben und deshalb 1910 wiederholt werden mußten, um ausreichende Zahlen gewinnen zu können. Da die *Atra* bis jetzt nicht in den Rosetten, sondern erst im Hochsommer erkannt werden konnte, umfassen die betreffenden Beete dennoch nur geringe Anzahlen von Individuen.

1907 . . . . *O. biennis Chicago* × *Lamarckiana*

1908, 10, 11 . *densa* *laxa*

1909, 10, 11 . *densa* *laxa* *atra*

1911, 12 . . . *densa* *laxa* *atra* *atra*

Hierzu gehören die folgenden Zahlen:

	Ernte	Kultur	Anzahl d. Indiv.	*Densa* %	*Laxa* %	*Atra* %
O. bienn. Chic. × *Lam.*	1907	1908—10	236	6	93	0
„ „ „ × „	1910	1911	182	30	69	0
„ „ „ × „	1910	1912	185	41	59	0
Laxa, 1. Gen.	1910	1912	50	0	66	34
„ 2. „	1910	1912	40	0	40	60
Densa, 1. „	1910	1912	70	100	0	0
„ 2. „	1911	1912	48	100	0	0
Atra, 1. „	1910	1911	63	0	0	100

Außerdem entstanden in der ersten Generation vier Pflanzen von *Velutina,* und zwar zwei 1910, eine 1911 und eine 1912. In der letzteren Kultur trat auch eine *Laeta* auf. Über diese werde ich aber erst im letzten Abschnitt berichten.

Den ganzen Versuch habe ich dann mit einer kleinen Abweichung wiederholt, indem ich den Blütenstaub für die anfängliche Kreuzung nicht von einer *Lamarckiana,* sondern von einer *Scintillans*-Pflanze meiner damaligen Rasse nahm. Im nächsten Abschnitt werde ich dartun (Abschn. IV Kap. VI), daß diese Wahl völlig berechtigt ist und daß der eine Pollen den anderen ohne weiteres vertreten kann. Jedenfalls war das Ergebnis dasselbe, wie man sehen wird.

1908 *O. biennis Chicago* × *scintillans*

1909 *densa* *laxa*

1910 *densa* *laxa* *atra*

1911 *densa* *laxa* *atra* *atra*

Hierbei habe ich die folgenden Verhältnisse gefunden:

	Ernte	Kultur	Anzahl d. Indiv.	*Densa* %	*Laxa* %	*Atra* %
O. bienn. Chic. × *scintillans*	1908	1909	15	47	53	0
Laxa, 1. Gen.	1909	1910	30	0	80	20
„ 2. „	1910	1911	40	0	82	18
Densa 1. „	1909	1910	60	100	0	0
„ 2. „	1910	1911	70	100	0	0
Atra 1. „	1910	1911	70	0	0	100

Aus diesen Versuchen ersieht man, daß die erste Generation sich in *Densa* und *Laxa* spaltet, und zwar wahrscheinlich in annähernd gleichen Verhältnissen. Die *Densa* bleibt dann bei Selbstbefruchtung konstant, während die *Laxa* sich in jeder folgenden Generation spaltet. Die abgespaltene *Atra* bildet für sich eine konstante Rasse.

Diese neue *Atra* verhält sich somit durchaus analog der *O. rubrinervis* und *O. nanella*, deren Verhalten wir im nächsten Abschnitt schildern werden. D. h. sie verhält sich wie eine regressive Varietät, und ihre Entstehung beruht somit voraussichtlich auf dem Verlust bzw. auf dem Latentwerden irgend einer Eigenschaft. Doch habe ich diesen Punkt noch nicht näher untersucht.

Oenothera hybrida atra zeichnet sich, wie gesagt, auf den ersten Blick durch ihre schwarzgrüne Belaubung aus. Die Blätter sind kurz und breit, in hohem Grade bucklig, mit breitem Fuß sitzend und oft dem Stengel abwärts angedrückt. Die Blütenknospen



Fig. 66

Oen. (biennis Chicago × *Lamarckiana) atra.* Stammgipfel beim Anfang und am Ende der Blüte, Aug. 1911.

sind kurz und dick, stumpf, und nicht konisch und spitz wie bei *Densa* und *Laxa*. Die Stengel sind stark und dick, die Trauben dicht, die Früchte bedeutend größer und stärker behaart als bei der *Laxa* (Fig. 66).

Bereits in der Jugend, wenn die Stengel emporschießen, lassen sich die Typen gut voneinander unterscheiden. Man vergleiche dazu unsere Fig. 67 mit Fig. 63a u. 63b (S. 148); sie sind an demselben Tage und von gleichen Kulturen aufgenommen worden. Die Blätter der *Atra* sind schmal, und ihre Ränder sind aufwärts eingebogen. Die Farbe ist zu dieser Zeit noch nicht so dunkelgrün wie später, und die Nerven sind hell-

Zum Schlusse gebe ich hier eine Darstellung der Fruchtformen unserer drei Bastarde in Verbindung mit denen der elterlichen Arten (Fig. 68). Die Früchte sind an demselben Tage, Ende September 1911, im reifen Zustande ausgewählt worden und zwar ist jedesmal die untere Frucht des photographierten Teiles die elfte oberhalb der untersten der ganzen Infloreszenz. Die einzelnen Figuren sind somit völlig vergleichbar, und jede Traube ist als die beste Vertreterin der betreffenden Rasse ausgewählt worden.

Im Sommer 1911 habe ich mit den aus *O. biennis Chicago* × *Lamarckiana* gewonnenen Hybriden einige Versuche angestellt. Erstens um zu erfahren, welcher Art



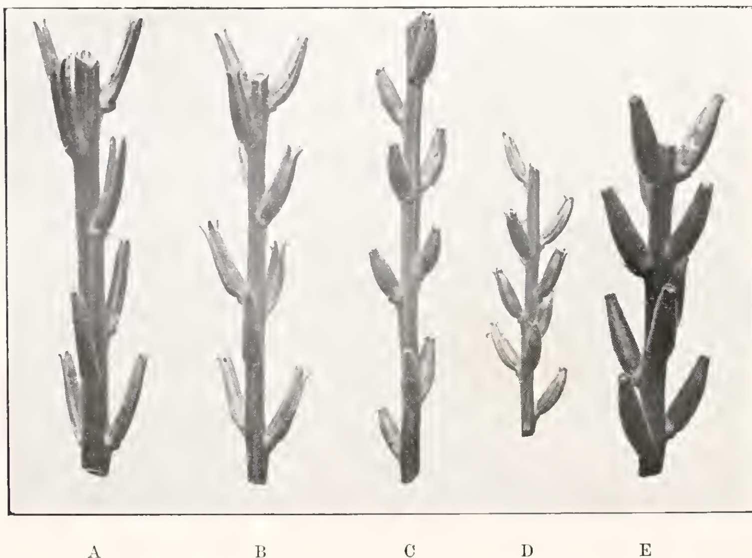
Fig. 67
Oen. (biennis Chicago × *Lamarckiana) atra.* Gipfel eines 60 cm hohen Stammes vor der Anlage der Infloreszenz, von oben gesehen, Juli 1911.

die Spaltungsfähigkeit der *Laxa* ist. Ich kreuzte dazu *Laxa* × *atra* und *Atra* × *Laxa*. Im ersteren Fall spalteten sich die Nachkommen wieder; ich zählte auf 54 Individuen während der Blüte in 1912: 72 $^0/_0$ *Laxa* und 28 $^0/_0$ *Atra*. Also wohl eine ähnliche Spaltung wie nach der Selbstbefruchtung der *Laxa*. Ich folgere daraus, daß der Blütenstaub der *Laxa* durch denjenigen der *Atra* ersetzt werden kann, ohne Einfluß auf die Spaltung, mit anderen Worten, daß die beiden Arten von Pollen in dieser Beziehung dieselben Eigenschaften haben. Die zweite Kreuzung bestätigte dieses, denn sie gab 53 Nachkommen, welche bei der Blüte alle *Atra* waren. Es ist somit:

Laxa × *atra* = *Laxa* × *laxa*
Atra × *laxa* = *Atra* × *atra*

Daraus geht hervor, daß die fraglichen Anlagen in der Eizelle der *Laxa* spaltbar sind, während sie im Pollen dieser Form sowie beiderseits in der *Atra* inaktiv sein müssen.

Kreuzungen von *Densa* aus *O. biennis Chicago* × *Lamarckiana* mit den beiden anderen Hybriden desselben Ursprungs gaben bis jetzt nur eine einförmige Nachkommenschaft. Sie wurden 1911 in der zweiten Generation gemacht und 1912 während der Blüteperiode untersucht. *Laxa* × *densa* (28 Indiv.) war in allen Merkmalen dem Vater gleich; die drei übrigen bildeten aber eine Zwischenform zwischen *Densa* und *Atra*, welche in den drei Versuchen durchaus dieselbe war. Die Pflanzen führten die Tracht der *Densa* aber mit dickeren Blütenknospen und weniger glatten Blättern von einem dunkleren Grün. Es waren 38 Individuen aus *Atra* × *densa*, 46 aus *Densa* × *atra* und 39 aus *Densa* × *laxa*. Wendet man hier das oben gefundene Ergebnis an, daß der Pollen von *Laxa* und *Atra* einander vertreten können, so fallen die beiden letzteren



A B C D E

Fig. 68

Reife Früchte von:

A *Oen. biennis Chicago*, B *Oen. (bienn. Chic.* × *Lam.) laxa*, C *Oen. (bienn. Chic.* × *Lam.) atra*, D *Oen. (bienn. Chic.* × *Lam.) densa*, E *Oen. Lamarckiana*.

Versuche zusammen, und lehren sie in Verbindung mit dem ersten, daß die reziproken Kreuzungen von *Atra* und *Densa* miteinander einen und denselben intermediären Bastard geben.

Man vergleiche ferner die Kreuzungen von *O. biennis Chicago* mit *O. rubrinervis* und *O. nanella*, in denen dieselben hybriden Typen auftreten (Abschn. IV Kap. III § 3 und Kap. IV § 6).

§ 3. *Densa*-Spaltung durch *Oenothera cruciata*

Der breitblätterige weibliche Sexualtypus von *Oenothera cruciata* bewirkt, wie oben bemerkt wurde, dieselbe Spaltung in seiner Verbindung mit *Oen. Lamarckiana*, wie derjenige der *Oen. biennis Chicago*. Nur sind die Unterschiede zwischen den beiden Zwillingen hier kleiner, und je nach der Entwicklungsperiode schwieriger zu erkennen. Aus einer

1910 gemachten Kreuzung kultivierte ich 1911 die erste Generation, nachdem ich die Hauptlinien des Versuchs bereits früher festgestellt hatte. Beim Emporwachsen der Stengel im Juni zeigte sich der Unterschied zwischen den beiden Typen, ebenso wie bei den vorher beschriebenen Bastarden. Auch waren sie diesen auffallend ähnlich. Es gab unter 25 Exemplaren 8 *Densa* und 17 *Laxa*; alle haben später geblüht. Die *Densa* hatten breitere, hellergrüne Blätter in dichterer Gipfelrosette,



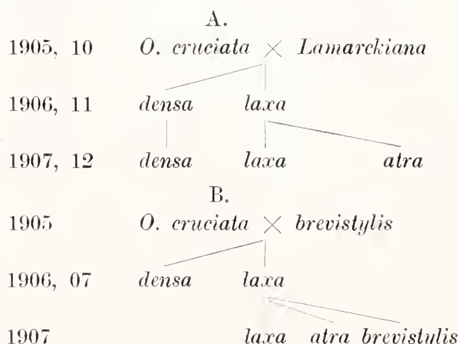
Fig. 69
Oenothera (cruciata × *Lamarckiana) densa* mit linealischen Petalen.
Beim Anfang der Blüte, Ende Juli 1911.

während diejenigen der *Laxa* dunklergrün, lockerer und schmaler waren. Beim Anfang der Blüteperiode verschwand der Unterschied fast völlig, um bei der Fruchtreife wieder klar zutage zu treten. Dichtere, reingrüne Trauben mit kürzeren und weniger behaarten Früchten kennzeichneten die *Densa*-Exemplare, welche im Juni mit speziellen Marken versehen worden waren, während die *Laxa* wiederum dunkelgrün und lockerer war und viel kräftigere und höhere Stämme hatte.

In der Form der Blüten glichen einige Individuen der Mutter (*O. cruciata*) und andere dem Vater (*O. Lamarckiana*), und zwar in beiden Bastarden. Übergänge gab es auch, wenn auch wenige, aber auf einigen Individuen waren die Petalen weniger streng linealisch als bei der Mutterart, meist etwas breiter, und bisweilen viel breiter als die Norm. Ich habe das Verhalten der Petalen aber nicht näher untersucht und möchte hier somit nur auf die Erscheinung hinweisen.

Die Fig. 69 stellt eine *Densa* mit linealischen Blumenblättern dar, zu der Zeit, wo es äußerst schwierig ist, die *Densa* von der *Laxa* zu unterscheiden.

Ich gebe jetzt den Stammbaum und die zugehörigen Zahlen für zwei durchaus parallel verlaufende Versuche.



Die Spaltungen fanden nach den untenstehenden Verhältnissen statt:

	Ernte	Kultur	Anzahl d. Indiv.	*Densa* %	*Laxa* %	*Atra* %	*Brevistylis* %
O. cruciata × *Lam.* .	1910	1911	25	32	68	0	—
Laxa, 1. Gen.	1911	1912	47	0	70	30	—
Densa, 1. Gen. . . .	1911	1912	70	100	0	0	—
O. cruc. × *brevistyl.* .	1905	1907	11	27	73	0	0
Laxa, 1. Gen.	1906	1907	46	0	— [1]	—	26
Laxa, 1. Gen.	1911	1912	125	0	— [1]	—	32

Wie man sieht, verhält sich die *O. brevistylis* der *O. cruciata* gegenüber wie eine *Lamarckiana*, abgesehen von der Abspaltung kurzgriffeliger Exemplare. Auch trennen sich in der ersten Generation die Pflanzen mit herzförmigen von denen mit linealischen Petalen. In beiden Stammbäumen hat sich, nach Auswahl geeigneter Samenträger, diese Trennung in der zweiten Generation wiederholt.

Ich habe für den ersten Versuch auch die *Laxa* mit der *Densa* befruchtet (1911) und erhielt 1912 eine Kultur von 70 Pflanzen, welche, wie bei der analogen subternären Kreuzung mit *O. biennis Chicago* ausnahmslos *Densa* waren. Von ihnen blühten 16 mit herzförmigen und 3 mit linealischen Petalen, während die übrigen zumeist Rosetten blieben.

Kapitel IV

Kreuzung ohne Spaltung

A. *Oenothera Lamarckiana* × *biennis*

§ 1. *Oenothera Lamarckiana* × *biennis*

Aus den in Kap. II § 1—3 beschriebenen Versuchen (S. 113—129) geht hervor, daß der *O. Lamarckiana* eine Spaltbarkeit innewohnt, welche die Entstehung von Zwillingen in der ersten Generation nach einer Kreuzung bedingt. Diese Spaltbarkeit genügt

[1] Der Gehalt an *Atra* und *Laxa* wurde nicht besonders ermittelt; *Brevistylis*-Pflanzen kamen unter beiden Formen vor, aber erschwerten die genaue Trennung zu sehr.

aber an sich nicht, um die Spaltung zu bewirken, es bedarf dazu bei der anderen zur Kreuzung gewählten Art des bestimmten Vermögens, die Spaltung hervorzurufen. Wo dieses fehlt, bleiben die Zwillinge aus (S. 133).

Dieser letztere Ausspruch läßt sich offenbar nur durch die Beschreibung solcher Versuche beweisen, in denen die Kreuzung tatsächlich nicht von einer Spaltung in *Laeta* und *Velutina* begleitet wird. Solches kommt nun gar nicht selten vor, meist aber in Verbindung mit der Produktion anderer Zwillinge (vergl. Kap. III dieses Abschnittes).



Fig. 70
Oenothera Lamarckiana × *biennis*. Gipfel eines Stammes beim Anfang der Blüte, Sept. 1909.



Fig. 71
Oenothera Lamarckiana × *biennis*. Beim Anfang der Fruchtreife, Sept. 1907.

Völlig rein, d. h. ohne jegliche Spaltung, fand ich bis jetzt aber die Bastarde zwischen *O. Lamarckiana* und *O. biennis*, wenn letztere Art den Pollen lieferte. Sie bringen somit den fraglichen Beweis in einfachster Weise, und sollen deshalb jetzt ausführlich behandelt werden.

Die erste diesbezügliche Kreuzung habe ich im Jahre 1894 ausgeführt und ihre beiden ersten Generationen in meinem Buche über die Mutationstheorie (II, S. 31) beschrieben. Ich belegte die Narben einiger kastrierten Blüten meiner damaligen Kultur

von *O. Lamarckiana* mit dem Staube aus Blütenknospen von *O. biennis*, welche ich in den Dünen eingesammelt hatte. Die so erhaltenen Bastarde waren einförmig und sowohl im Rosettenalter als während der Blüte und der Fruchtreife der *O. biennis* zum Verwechseln ähnlich, doch mit dunklerem Laube. Die Samen säte ich 1895, 1896 und 1899 aus. Im Sommer 1895 hatte ich 45 Rosetten von Wurzelblättern und 57 blühende Pflanzen; aus der Aussaat von 1896 ließ ich nur 50 Individuen heranwachsen, und im Jahre 1890 in zwei Kulturen zusammen 130 blühende Exemplare. Im ganzen also 95 Rosetten und 187 blühende Exemplare, welche alle genau denselben Typus führten.

Die Bastarde sind der *O. biennis* anscheinend zum Verwechseln ähnlich, haben jedoch braunrote Stengel und ein dunkleres Laub. Auch sind die Blüten etwas größer und die Trauben lockerer. Die Blumenblätter berühren einander nicht, wenn man sie flach ausbreitet, sind am Gipfel nur wenig herzförmig ausgerandet und am Grunde



Fig. 72.
Oenothera Lamarckiana × *biennis*, eine Rosette von Wurzelblättern im Nov. 1910.

etwas verschmälert, wodurch Lücken entstehen, auch wenn die Krone nicht ganz geöffnet ist. Kelch und junge Frucht sind schwach behaart. Die Blütenknospe ist nicht allmählich vom Grunde aus verjüngt wie bei der *O. Lamarckiana*, sondern behält bis fast zur Spitze nahezu dieselbe Breite, ähnlich wie bei der *O. biennis*. Die Form des Laubes entspricht gleichfalls derjenigen der *O. biennis*.

Aus den 1896 geernteten Samen erhielt ich 1897 die zweite Generation und zwar von vier selbstbefruchteten Müttern. Sie gaben eine einförmige Gruppe von etwa 100 Pflanzen, von denen die meisten jedoch Rosetten geblieben sind (70 Exempl.). Einige Pflanzen blühten in Pergaminbeuteln, befruchteten sich selbst ohne weitere Hilfe und trugen reichlich Samen. Diese habe ich erst 1907 ausgesät; sie lieferten die dritte, gleichfalls einförmige Generation, welche aber nur drei blühende Stengel und vier Rosetten umfaßte. Auch die vierte Generation war einförmig, mit 18 blühenden Pflanzen und 27 Rosetten von Wurzelblättern.

Da die zweite Generation im Sommer 1897 nur wenige blühende Pflanzen geliefert hatte, säte ich 1907 den Rest der Samen des Jahres 1896. Die mehr als zehn Jahre alten Samen keimten aber schlecht und lieferten nur vier Pflanzen, welche sämtlich bis in den Oktober geblüht haben und denselben Typus hatten.

Somit ist die *Oenothera Lamarckiana* × *biennis* eine einförmige, sich nicht spaltende, sehr fruchtbare und leicht zu kultivierende Rasse vom Typus der *O. biennis*, aber mehr oder weniger braunrot. Und da sie die einzige durchaus fruchtbare Bastardrasse von *O. Lamarckiana* mit anderen Arten ist, welche keine Spaltungen liefert, habe ich von dieser Verbindung, um völlig sicher zu sein, noch einige weitere Bestäubungen gemacht.

Zuerst im Sommer 1899, und zwar teils auf Individuen meiner eigenen Kultur, und teils auf Pflanzen aus Samen, welche ich von den Herren Vilmorin Andrieux & Cie in Paris bezogen hatte. Sie lieferten mir im nächsten Sommer (1900) je 80 Pflanzen, von denen 128 geblüht haben, 10 ihren Stengel trieben und 9 Rosetten geblieben sind, während die 13 übrigen als junge Rosetten im Juni entfernt wurden. Von dieser Kultur wurden keine Samen geerntet.

Zum dritten Male wiederholte ich die Kreuzung 1907, und erzog zwei Generationen, 1908 und 1909. Sie waren wiederum einförmig und den früheren gleich. Sie umfaßten 18 blühende Pflanzen und 27 Rosetten in 1908 und 27 blühende Exemplare nebst 33 Rosetten in 1909.

Eine vierte Kreuzung habe ich 1908 ausgeführt, gleichfalls um mich von der Einförmigkeit der beiden ersten Generationen zu überzeugen. Sie lieferte 1909 im ganzen 108 gleichförmige Pflanzen, von denen 15 geblüht haben, und in der zweiten Generation 1910 noch 34 blühende Exemplare und 86 ohne Stengel.

Fassen wir jetzt den Umfang dieser Versuche übersichtlich zusammen, so finden wir:

Oenothera Lamarckiana × *biennis*

Kreuzung	Generationen				Exemplare			
	1.	2.	3.	4.	1. Gen.	2. Gen.	3. Gen.	4. Gen.
1894	1895	1897	1907	1908	57 + 45	30 + 70	3 + 4	18 + 27
	1896	1908			50	4	—	—
	1899				130	—	—	—
1899	1900				128 + 19	—	—	—
1907	1908	1909			18 + 27	27 + 33	—	—
1908	1910	1910			15 + 93	34 + 86	—	—
				Zusammen:	248 + 234	95 + 189	3 + 4	18 + 27

Im ganzen also 364 blühende Exemplare und 454 Rosetten von Wurzelblättern (Fig. 72) oder 818 Pflanzen, welche sämtlich denselben Typus führten. Die Rasse darf somit als eine konstante betrachtet werden.

§ 2. Ternäre Bastarde

Nachdem wir jetzt den Bastard von *Oenothera Lamarckiana* mit *O. biennis* beschrieben haben, wollen wir zu einer der Aufgaben des vorigen Abschnittes zurückkehren und uns die Frage vorlegen, ob die heterogamen Arten *O. biennis* und *O. muricata* sich bei den ternären Kreuzungen mit der isogamen *Lamarckiana* ebenso verhalten wie in den subternären und komplizierteren Verbindungen miteinander.

Mehrere dieser Bastarde haben wir bereits oben besprochen. Eine Gruppe fordert aber eine gesonderte Behandlung, und diese wollen wir deshalb hier einschalten. Es handelt sich um die Frage, ob die beiden reziproken Bastarde von *O. biennis* und *O. muricata* sich in Kreuzungen mit *O. Lamarckiana* in derselben Weise verhalten wie in denen mit ihren elterlichen Arten. Mit anderen Worten, ob ihr Blütenstaub und ihre Samenknospen sich dabei als artrein benehmen und mit der großblütigen Form die aus dieser Voraussetzung zu erwartenden Bastarde geben.

Diese Kreuzungen umfassen offenbar die vier folgenden Fälle: O. Lam. × (M × B); O. Lam. × (B × M); O. (M × B) × Lam.; O. (B × M) × Lam. Ich habe sie sämtlich 1909 ausgeführt und die Bastarde 1910 geprüft; weitere Generationen zu erziehen hielt ich für zwecklos.

O. Lamarckiana × (O. muricata × biennis). Ich hatte 23 blühende Exemplare und 37 Rosetten. Alle Pflanzen waren vom ersten Anfang an genau der *Lamarckiana × biennis* gleich. Bereits im Juni war dieses deutlich, Es gab weder den schwachen schmalblätterigen Typus von *Lamarckiana × muricata*, noch auch Zwischenformen. Auch keine gelben Keimlinge. Die Rosetten waren dicht und voll, die Blätter im Juni 3—4 cm breit und 12—15 cm lang, von dunkelgrüner Farbe mit rötlichen Hauptnerven. Die Pflanzen blühten im Juli und August und zeigten auch dabei in jeder Hinsicht genau den Typus *Lamarckiana × biennis.*

Es werden also im ternären Bastard die Merkmale des zentralen Elters ausgeschaltet.

O. Lamarckiana × O. (biennis × muricata). Genau so wie bei der später zu behandelnden *O. Lamarckiana × muricata*[1]) keimten auch hier die Samen mit gelblichgrünen Kotylen, welche eine ausreichende Ernährung für das weitere Wachstum nicht oder nur in ungenügender Weise gestatteten. Bei beiden Bastardtypen hängt es von der mehr oder weniger kräftigen Ausbildung der Samen ab, ob die Keimlinge sämtlich als solche oder nach Ausbildung der ersten Blätter sterben, oder ob ein kleinerer oder größerer Teil länger am Leben bleibt. Von *O. Lamarckiana × muricata* erzog ich in mehreren Jahren blühende Pflanzen; sie waren für die Frucht- und Samenbildung aber dennoch zu schwach. Von *O. Lamarckiana × (biennis × muricata)* erhielt ich weit über zweihundert Keimlinge, von denen nur drei im Juni noch am Leben waren und ausgepflanzt werden konnten. Die übrigen starben früher oder später aus Mangel an Chlorophyll. Von jenen drei Exemplaren blieben zwei sehr schwach und gelblich; ihre Blätter erreichten nur eine Länge von 3—6 cm; sie starben im Sommer und waren bis dahin den Rosetten von *Lamarckiana × muricata* durchaus gleich. Das dritte Exemplar war blaßgrün, mit schmalen langen Blättern, genau so wie die grünen Exemplare des binären Bastardes. Es trieb aber keinen Stengel, doch blieb den ganzen Sommer und Herbst als verhältnismäßig kräftige Rosette am Leben.

Das Hauptergebnis dieses Versuches ist, daß aus *O. Lamarckiana × (biennis × muricata)* unter etwa 200 Keimlingen keine einzige mit den Merkmalen von *O. Lamarckiana × biennis* auftritt. Denn diese sind kräftige grüne Pflänzchen mit breiteren Blättern. Auch gab es keine Zwischenformen zwischen diesem Bastard und *O. Lamarckiana × muricata*, sondern sämtliche Keimlinge verhielten sich genau so wie Keimpflanzen der reinen binären Kreuzung der beiden letztgenannten Arten.

Es waren somit die Merkmale von *O. biennis* auch hier aus dem Blütenstaub von *O. biennis × muricata*, soweit der Versuch reicht, völlig ausgeschaltet.

O. (muricata × biennis) × O. Lamarckiana. Da sowohl *Muricata* als *Biennis* mit dem Pollen der großblütigen Art *Laeta* und *Velutina* geben, war dieses selbstverständlich auch für den ternären Bastard zu erwarten. Gleichfalls ließ sich vorhersehen, daß diese beiden Typen in etwa gleichen Zahlenverhältnissen auftreten würden.

---

[1]) Vergl. unten in diesem Kap. B. § 2.

Tatsächlich erhielt ich unter 60 bis zum Juli kultivierten Pflanzen 31 *Laeta* und 29 *Velutina*.

Unsere Frage war aber die, ob diese Pflanzen der *Laeta* und der *Velutina* aus *Muricata* oder aus *Biennis* entsprechen würden. Bereits im Juni konnte diese Frage, wenigstens mit großer Wahrscheinlichkeit, beantwortet werden, da die meisten Exemplare deutlich die Merkmale der Abkömmlinge von *O. muricata* zeigten, während jene der Derivate von *O. biennis* durchaus fehlten. Die Beurteilung wurde dadurch erleichtert und gesichert, daß die unten zu besprechende Bastardkultur *(O. biennis × muricata) × O. Lamarckiana*, auf demselben Beete neben dieser stand. Ich ließ 13 Exemplare sich bis zur Blüte und Fruchtbildung weiter entwickeln, und beobachtete sie während des ganzen Sommers genau. Es waren 11 Exemplare, welche schmalblätterig waren und auch sonst in jeder Hinsicht der *Velutina* aus *Muricata × Lamarckiana* gleich und zwei mit den etwas breiteren Blättern der *Laeta* aus derselben binären Kreuzung. Für eine genauere Beschreibung verweise ich deshalb auf die binären Zwillingsbastarde.

In den Eizellen von *O. muricata × biennis* waren somit die heterogamen Merkmale der *O. biennis* gar nicht mehr vertreten.

O. (biennis × muricata) × Lamarckiana. Diese Kreuzung lieferte auf 59 bis in den Juli kultivierten Exemplaren 24 *Velutina* und 35 *Laeta*, welche sämtlich den Zwillingsbastarden aus *O. biennis* und nicht denen aus *O. muricata* entsprachen. Viele Pflanzen blieben Rosetten bis in den November, wurden groß und kräftig, doch trieben sie keinen Stengel. Sie waren *Velutina* und der *Velutina* aus *O. biennis* stets gleich. Es haben nur zwei *Velutina* und zwei *Laeta* geblüht, auch sie zeigten keine Spur einer Erbschaft von *O. muricata*. Namentlich fehlte in der ganzen Kultur die bläulichgrüne Farbe, welche in der Parallelkultur den *Muricata*-Einfluß verriet.

Für die Beschreibung der Typen verweise ich auch hier auf die binären Zwillinge, da die *Muricata*-Merkmale durchaus ausgeschaltet waren.

Ich fasse jetzt die vier Versuche übersichtlich zusammen.

Ternäre *Lamarckiana*-Bastarde.

Kreuzungen von 1909.

Kreuzung	Anzahl	Typus
O. Lam. × (muricata × biennis)	59	*O. Lam. × biennis.*
O. Lam. × (biennis × muricata)	200	*O. Lam. × muricata.*
O. (muricata × biennis) × O. Lam.	60	*Muricata laeta.* *Muricata velutina.*
O. (biennis × muricata) × O. Lam.	59	*Biennis laeta.* *Biennis velutina.*

Es fand somit auch hier eine völlige Ausschaltung der Eigenschaften des zentralen Elters statt[1]).

§ 3. Sesquireziproke Bastarde

Das Ergebnis des vorigen Paragraphen, daß in ternären Bastarden *O. biennis* und *O. muricata* ausgeschaltet werden, wenn sie die zentrale Stelle in der Formel einnehmen, läßt sich durch das Studium der sesquireziproken Bastarde dieser Arten mit *O. Lamarckiana* weiter prüfen. Auch hier verhalten sie sich in derselben Weise und werden somit in dem fraglichen Falle ausgestoßen. Es handelt sich dabei offenbar um Kreuzungen von den Formeln *Lamarckiana × laeta* oder *Lamarckiana × velutina*, sowie *(Lamarckiana × biennis) × Lamarckiana*.

[1]) Vergl. R. Goldschmidt, Über Merogonie und die Note auf S. 87.

Ich werde zunächst von jedem dieser drei Typen ein Beispiel ausführlich beschreiben und dann die übrigen Fälle in tabellarischer Form nachtragen.

O. (Lamarckiana × *biennis)* × *O. Lamarckiana.* Die Erwartung muß offenbar sein, daß die heterogamen Merkmale von *O. biennis* ausgestoßen werden, und daß in den betreffenden Charakteren reine *O. Lamarckiana* entsteht. Solches gilt denn auch für alle Eigenschaften mit Ausnahme der Größe der Blüten. Ich machte die Kreuzung 1909, erzog 59 Rosetten bis in den Juli und ließ von ihnen 29 zur Blüte und zur Fruchtreife gelangen. Mit Ausnahme einer Pflanze, welche mutiert hatte und sich als *O. lata* herausstellte, waren sie sämtlich in allen vegetativen Merkmalen *O. Lamarckiana* und von der reinen Art gar nicht zu unterscheiden. Nur schwankten die Längen der Petalen und zwar individuell. Einige Exemplare waren großblütig wie *Lamarckiana*, andere hatten kleinere Blüten und ihre Narben lagen zwischen den Antheren. Die Länge der Petalen war hier 3 cm, somit etwas größer als bei *O. biennis*. Auch gab es Pflanzen mit Zwischenstufen in der Blütengröße zwischen den beiden genannten Extremen. Dieses Merkmal der *O. biennis* ist somit auch hier nicht heterogam.

O. Lamarckiana × *(O. muricata* × *Lam.) laeta.* Erwartet wird die Ausschaltung von *O. muricata* und somit die völlige Wiederherstellung von *O. Lamarckiana* mit Ausnahme der Größe der Blüten. Ich machte die Kreuzung 1905 und erzog 1907 im ganzen 14 Pflanzen, von denen 12 geblüht und Früchte gebildet haben. Im Sommer 1909 habe ich die Kreuzung wiederholt und davon im folgenden Jahre 63 Bastarde erzogen. Von diesen haben 30 geblüht. In beiden Kulturen waren alle Pflanzen ausnahmslos *O. Lamarckiana*, die blühenden hatten aber kleinere Blüten.

O. Lamarckiana × *(O. muricata* × *Lam.) velutina.* Es war zu erwarten, daß sich der Blütenstaub der *Velutina* in dieser Kreuzung genau so verhalten würde wie der der *Laeta*, und die von mir gewonnenen Bastarde bestätigten diese Folgerung in jeder Hinsicht. Auch diese Kreuzung habe ich zweimal gemacht, 1905 und 1909; die Kinder erzog ich 1907 und 1910. Es waren im ganzen 23 + 60 Exemplare, von denen in der ersteren Kultur 8 und in der zweiten 30 geblüht und Früchte gebildet haben.

Von den drei namhaft gemachten Kreuzungen hat die erstere mir keine Veranlassung zu Wiederholungen gegeben; die beiden anderen Typen lassen aber Abänderungen zu. Ich gebe diese, mit ihnen zusammen, in der folgenden Tabelle.

Kreuzungen von *O. Lamarckiana* mit *Laeta* und *Velutina*

Kreuzung	Kreuzung	Kultur	Indiv.	Blüh.	Ergebnis
O. Lam. × *(bienn.* × *Lam.) laeta* . .	07	08	120	20	*Lamarck.*[1]
„ „ × *(muric.* × „ *)* „ . .	05, 09	07, 10	75	42	„
„ „ × *(* „ × *rubrinervis) laeta*	07	08	137	24	„
„ „ × *(bienn.* × *Lam.) velutina* .	11	12	56	—	„
„ „ × *(muric.* × „ *)* „ .	05	07	70	8	„
„ „ × *(* „ × „ *)* „ .	07	08	105	24	„
„ „ × *(* „ × „ *)* „ .	05, 09	12	143	—	„
„ *nanella* × *(* „ × „ *)* „ .	08	09	71	0	„

Für *O. Lam. (muricata* × *rubrinervis) laeta* habe ich auch die zweite Generation untersucht (60 Indiv., von denen 30 im Sommer 1909 geblüht haben). Sie war einförmig wie die erste.

Wir dürfen somit folgern, daß überall, wo *Lamarckiana* die peripherischen und *Biennis* bezw. *Muricata* die zentralen Stellen einer Formel einnehmen, die beiden letzteren aus dem Bastarde ausgeschaltet werden.

[1]) Alle einförmig *Lamarckiana*.

B. *Oenothera hybrida gracilis*

§ 1. *Oenothera Lamarckiana* × *cruciata*

Überblicken wir die Arten, welche in *Oenothera Lamarckiana* die in Kapitel II und III beschriebenen Spaltungen bedingen, so sehen wir, daß auch die männlichen Sexualtypen von *Oen. cruciata, Oen. muricata* und *Oen. Millersi* sich daran nicht beteiligen. Ihre weiblichen Organe spalten die *Lamarckiana* teils in *Densa* und *Laxa*, teils in *Laeta* und *Velutina*, wie wir gesehen haben.

Der Pollen der drei genannten Arten hat die merkwürdige Eigenschaft, daß die von ihm erzeugten Bastardsamen zum weitaus größten Teile gelbe Keimlinge geben. Zu Hunderten sterben diese in den Keimschüsseln, und wenn es mit vieler Mühe gelingt, die besten unter ihnen groß zu ziehen und gar zur Blüte zu bringen, so sind die meisten Pflanzen doch fortdauernd sehr schwach und nicht imstande, bei Selbstbefruchtung keimfähige Samen zu liefern.

Weshalb der Pollen dieser Spezies sich so verhält, ist einstweilen unbekannt. Äußere Umstände, namentlich im Jahre, wenn die Bastardsamen reifen, haben einen großen Einfluß auf den Erfolg; aus sehr gut gereiften Samen erhält man besser entwickelungsfähige Pflanzen als sonst. Teilweise hängt es auch von der als Mutter gewählten Art ab. So gaben *O. biennis Chicago, O. Hookeri* und *O. Cockerelli* nach der Befruchtung mit *O. muricata* nur gelbe, bald sterbende Keimlinge (S. 79), während *O. biennis* × *muricata* und *O. biennis* × *cruciata* kräftige und gesunde Rassen geworden sind. Gleichfalls gaben *O. Hookeri* × *cruciata* und *O. Cockerelli* × *cruciata* bis jetzt nur gelbe, nicht entwickelungsfähige Keime (S. 76).

Dieselbe Eigenschaft hat dieser Pollen, wenn er auf die Narben von *O. Lamarckiana* gebracht wird, nur in etwas geringerem Grade. Allerdings sterben auch hier die meisten Keime früh ab, doch gibt es von diesen eine Stufenleiter, welche teils durch blaßgrüne, teils durch bunte Individuen zu rein grünen hinaufführt. Die letzteren sind in den Bastarden von *O. muricata* und *O. Millersi* immer noch äußerst selten, in denen von *O. cruciata* aber weniger spärlich vertreten. Hier bieten sie sich somit für ein eingehendes Studium dar, und aus diesem Grunde soll diese Gruppe zuerst behandelt werden.

Bei der Beschreibung der Bastarde, welche durch die Befruchtung von *O. biennis* mit dem Staube von *O. muricata* und *O. cruciata* entstehen, habe ich für ihren Typus den Namen *Gracilis* gewählt (S. 82). Die entsprechenden Bastarde von *O. Lamarckiana* gleichen diesen in ihrer Tracht und den wesentlichen Merkmalen, und somit werde ich für sie diesen Namen beibehalten. Nur kommen hier die *Gracilis* in allen Stufen zwischen gelb, durch blaßgrün und bunt bis zum dunkelsten Grün vor. Lange, sehr schmale, fast linealische, am Rande mehr oder weniger wellig gebogene Blätter und schwache, oft stark nutierende Stengel mit kleinen Blüten lassen diese Form überall leicht erkennen.

Daß die gelblichen und grünen Keime zu demselben Typus gehören, geht einerseits aus der vollständigen Reihe der Übergänge hervor, anderseits daraus, daß es bisweilen gelingt, durch gute Kultur die ersteren in die letzteren überzuführen. Bisweilen wird die Belaubung eines Stengels grün, obgleich die Wurzelblätter gelblich waren (1912). Oder man sieht an gelben Schwächlingen nach der Blüte die höchsten Seitenzweige unterhalb der Rispe dunkelgrün werden und gute Früchte hervorbringen (1911). Gewöhnlich entwickeln sich aus den Samen grüner *Gracilis*-Pflanzen nur oder fast nur grüne Keimlinge, welche auch im späteren Leben durchaus grün bleiben und den Typus genau wiederholen, so waren z. B. 562 Exemplare in 1912 aus neun selbstbefruchteten Müttern von 1911 alle völlig grün. Die Samen gelblicher Individuen keimen sehr schlecht; von vier Müttern von 1911 erhielt ich nur 53 Keime, von denen 49 gelblich waren und bald zugrunde gingen. Daneben gab es 4 grüne *Gracilis*. Von einer anderen Mutter (1911) hatte ich 264 Keime, von denen nur 2 grün und *Gracilis* waren. Aber von der sechsten gelblichen Mutter, welche sich 1911 weder in der Farbe noch im Wuchs von den anderen unterschieden hatte, erhielt ich ausschließlich grüne Keime und zwar 250 Exemplare, welche alle denselben Typus der *Gracilis* führten. Von diesen kultivierte ich 100 bis in den Juni und dann 30 bis zur Blüte. Sie blieben ihrem Typus treu. Ebenso verhielten sich die 140 Nachkommen einer siebenten gelblichen Mutter, welche ich 1910 selbstbefruchtet hatte. Auch diese waren alle grün.



Fig. 73
Oenothera (Lamarckiana × cruciata) gracilis. Gelblich-grüne Pflanze, Ende Juli 1911.

Es können somit die gelblichen in verschiedener Weise zum grünen Typus zurückkehren, und sie dürfen also als eine krankhafte Abweichung von diesem betrachtet werden. Ob aber unter den früh sterbenden gelben Keimen vielleicht noch andere Typen verborgen sind, läßt sich dadurch aber nicht entscheiden.

Außer der *Gracilis* pflegen aus den Bastardsamen noch andere Typen hervorzugehen, obgleich in sehr vereinzelten aber völlig grünen

Exemplaren, ohne Übergänge zu den gelben Keimen. Diese Formen betrachte ich als aus mutierten Eizellen der *Lamarckiana* hervorgegangen. Es ist klar, daß Eizellen, welche in eine neue elementare Art mutiert worden sind, grüne Keimpflanzen liefern werden, falls die betreffende Art selbst mit *O. muricata*, *O. cruciata* und *O. Millersi* nur grüne Bastarde liefert. Solches ist nun der Fall für *O. gigas*, wie wir später sehen werden (Abschn. IV, Kap. I) und die meisten der in meinen Kreuzungen auftretenden abweichenden Typen sehen diesen



Fig. 74
Oenothera (Lamarckiana × cruciata) gracilis. Eine Rosette von grünen Wurzelblättern. Juni 1911.

Bastarden auffallend ähnlich. In Übereinstimmung mit STOMPS nenne ich sie *Hero*[1]; ich werde sie im letzten Abschnitt eingehend behandeln, hier aber nur kurz erwähnen.

Über einen anderen mutierten Typus aus diesen Kreuzungen, der nur in zwei Exemplaren auftrat, vergleiche man Abschn. V, Kap. II, § 4 „Über mutierte Sexualzellen“.

[1]) THEO J. STOMPS, Die Entstehung von *Oenothera gigas*, Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XXX 1912, S. 406.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen komme ich jetzt zu der Besprechung der einzelnen Kreuzungen und fange mit denen der *O. cruciata* an. Mit dem Pollen dieser Art habe ich *O. Lamarckiana* mehrfach, aber nur 1910 und 1911 in größerem Maßstabe befruchtet; daneben habe ich auch einige Versuche mit ihren Derivaten gemacht. In einem Fall habe ich den Blütenstaub des Bastardes *O. muricata* × *cruciata* benutzt; dieser muß wegen der Heterogamie der *O. muricata* nur die erblichen Eigenschaften der *O. cruciata* haben. Von den gelben Keimen sterben nahezu vom ersten Tage nach der Entfaltung der Samenlappen an (und oft bereits früher) fast täglich eine größere oder geringere Zahl, und dieses macht eine sehr genaue Ermittelung ihrer Anzahl beschwerlich. Ich gebe daher meist nur abgerundete Ziffern, die wirkliche Anzahl war wohl stets etwas größer. Die grünen und bunten Pflanzen konnten leicht gezählt werden, von den gelblichgrünen habe ich jedesmal die besten weiter kultiviert und gebe an, wie viele von ihnen geblüht haben.

Kreuzung von *O. Lamarckiana* und deren Abkömmlingen mit *O. cruciata*

Kreuzung	Jahr	Kultur	Anzahl d. Indiv.	*Gracilis* bunt u. grün	*Gracilis* gelblich u. blühend	*Hero*
O. Lamarckiana × *cruciata*	1903	1905	300	0	1	2
„ „ × „	1903	1912	12	0	0	1
„ „ × „	1905	1907	100	0	21	0
„ „ × „	1907	1909	300	4	0	7
„ „ × „	1909	1910	200	8	0	0
„ „ × „	1910	1911	1200	36	22	2
„ „ × „	1910	1912	950	14	15	2
„ „ × „	1911[1])	1912	1300	51	—[2])	1
„ „ × „	1911[1])	1912	2400	10	—[2])	0
„ „ × (*muric.* × „)	1907	1909	150	0	1	2
„ *rubrinervis* × „	1908	1909	100	3	0	0
„ „ × „	1911	1912	250	5	16	1
„ *nanella* × „	1905	1907	200	8	16	0
„ („ × *bienn.*) × „	1910	1911	100	50	0	0
„ *lata* × „	1911	1912	40	6	—[2])	3
„ *oblonga* × „	1911[3])	1912	350	123[4])	33	5[5])
„ „ × „	1909[3])	1912	66	9	2	1[5])

Im Sommer 1911 hatte ich im ganzen 30 blühende und 25 im Rosettenstadium verbleibende Pflauzen der ersten Generation vom Typus *Gracilis*. Sie zeichneten sich

[1]) Erste Kreuzung 1911 auf vier früh im Frühling (April) ausgepflanzten Müttern. Zweite Kreuzung 1911 auf zehn spät im Frühling (Mai) ausgepflanzten und dadurch etwas schwächeren Müttern. Der erste Versuch gab 4 %, der letztere aber nur 0,4 % grüne Keime. Es beweist dieses den Einfluß der Kultur der Mutterpflanzen auf die Güte ihrer Samen.

[2]) Im Jahre 1912 wurden die kräftigen gelblich grünen Keime mit den grünen und bunten zusammengezählt.

[3]) Die Kreuzung von *O. oblonga* fand 1911 auf zwei sehr kräftigen zweijährigen Individuen statt, aber 1909 auf zwei schwachen einjährigen. Die ersteren gaben viele bunte und grüne Keime (etwa 35 %), die letzteren nur wenige (etwa 15 %).

[4]) Die auffallend hohe Zahl für die grünen und bunten Keime in der Kreuzung von *O. oblonga* rührt wesentlich daher, daß sich hier eine Zwischenform zwischen den beiden Eltern neben echten *Gracilis*-Pflanzen gebildet hat. Diese Zwischenform war an den breiten weißen Hauptnerven und sonstigen Merkmalen deutlich als ein Bastard von *O. oblonga* zu erkennen. Es gehörten dazu etwas über 50 Exemplare, von denen die Hälfte im ersten Jahre ihren Stengel trieben und vier im August geblüht haben.

[5]) Die sechs *Hero*-Pflanzen aus den *Oblonga*-Kreuzungen haben im August sehr üppig geblüht und hatten die dicken Blütenknospen und die sonstigen Merkmale der *Hero* in schönster Entfaltung.

bereits in der Jugend durch sehr schmale, langgestielte Blätter aus (Fig. 73 u. 74) und waren dadurch dem Vater ähnlich. Ihre Stengel nutierten stets stark (Fig. 73). Die Blätter waren selten ausnahmslos dunkelgrün, meist mit blaßgrünen Teilen oder am Rande oder einseitig weiß- bis gelbbunt und dadurch oft krüppelig. Völlig grüne Blätter auf vereinzelten Seitenzweigen waren elliptisch und auffallend breiter als die übliche sehr lange linealische Form. Die Petalen waren stets herzförmig, die Früchte auf grünen Ästen grün, auf bunten durch fast weiße Längsstreifen geziert, auf gelblichen Individuen selbst gelblich und dabei mehrfach nicht imstande, ihre Samen gut auszureifen. Im Sommer 1912 blühten in der ersten Generation 15 grüne und 30 gelblichgrüne *Gracilis*-Pflanzen; sie hatten ausnahmlos herzförmige Petalen.

Keimfähige Samen erhielt ich 1905 von dem grüngelblichen Exemplar. Dieses hatte, ebenso wie alle späteren gelblichen grünen und bunten *Gracilis*-Exemplare der ersten Generation auf allen Blüten nur herzförmige Petalen gehabt. Die Keimpflanzen waren grün, 160 an der Zahl, vom Typus der *Gracilis*. Ich erzog 50 bis in den September; von ihnen haben 34 geblüht und zwar 30 oder etwa 88 % mit herzförmigen und 4 mit linealischen Petalen. Von einem Exemplar der ersten Gruppe säte ich 1912 die Samen und erzog 30 Pflanzen, welche ausnahmslos herzförmige Blumenblätter hatten. Auch von einer cruciaten Mutter von 1907 erzog ich 1912 dreißig Kinder zur Blüte. Sie hatten sämtlich nur linealische Petalen. Im Sommer 1912 wiederholte ich die Kultur der zweiten Generation. Ich hatte von einer Mutter 29 Kinder, von denen drei nur linealische Blumenblätter trugen oder etwa 10 %. Ferner von zwei Müttern je 15 Pflanzen mit je einem cruciaten Individuum und von sieben Müttern mit je etwa 10 blühenden Kindern ausschließlich Exemplare mit herzförmigen Petalen. Die Abspaltung von Pflanzen mit linealischen Petalen beträgt also im Mittel auf 163 Individuen etwa 5 %

Eine kräftige grüne *Gracilis*-Rasse erhielt ich ferner aus *O. nanella* × *cruciata* und kultivierte sie durch drei Generationen, ohne dabei Spaltungen zu beobachten (vergl. unten Abschn. IV Kap. IV § 7).

Oenothera cruciata ist nicht in gleich vollständiger Weise heterogam wie *O. biennis* und *O. muricata* und wird dementsprechend aus ihren doppeltreziproken und sesquireziproken Kreuzungen, wenn sie die zentralen Stellen in den Formeln einnimmt, nicht völlig ausgestoßen. Ich habe diese Verbindungen mit der *O. Lamarckiana* 1911 gemacht; es traten in den Aussaaten jedesmal zwei Typen auf, von denen der eine der oben beschriebenen *Gracilis* gleich war, während der andere eine Ausschaltung der *Cruciata*-Merkmale aufwies und also den Typus der *O. Lamarckiana* führte. Diese beiden Typen waren in allen untersuchten Kreuzungen genau dieselben, obgleich im letzteren die *Cruciata* die peripherischen Stellen der Formel einnahm. Jeder Versuch wurde auf zwei Müttern gemacht.

Kreuzungen von *Oen. (Lamarckiana* × *cruciata) gracilis*

	Anzahl d. Indiv.	*Gracilis* %	*Lamarck.* %
Gracilis × *Lamarckiana*	141	40	60
„ × *O. (cruc.* × *Lam.) laxa* . . .	120	37	63
O. (cruc. × *Lam.) laxa* × *gracilis* . . .	123	28	72

Von diesen Pflanzen haben im Juli 36 *Gracilis* und 27 vom *Lamarckiana*-Typus geblüht. Aus der letzteren Gruppe hatte ein Exemplar linealische Petalen und könnte also als Stammespflanze für eine neue Bastardrasse *O. Lamarckiana cruciata* benutzt werden, wie ich eine solche bereits früher in meiner Mutations-Theorie beschrieben habe (Bd. II S. 601). Alle übrigen Individuen dieser Kultur hatten nur herzförmige Blumenblätter.

Analoge Spaltungen finden auch bei gewissen doppeltreziproken Kreuzungen von *O. Hookeri* und *O. biennis Chicago* statt.

§ 2. *Oenothera Lamarckiana* × *muricata*

Auch diese Kreuzung habe ich, wegen der Schwierigkeit, die gelblichen Keimlinge zur Blüte zu bringen, mehrere Male wiederholt; dennoch ist es mir bis jetzt nicht gelungen, keimfähige Samen der *Muricata-gracilis* zu erhalten. Ich gebe deshalb zunächst eine Übersicht über den Umfang dieser Versuche in derselben Weise, wie für die *Cruciata*-Bastarde (S. 166).

Kreuzung[1])	Jahr	Kultur	Anzahl d. Indiv.	Blühende *Gracilis*	*Hero*
O. Lamarckiana × *muricata*	1905	1907/8	300	21	1
„ „ × „	1908	1909	200	0	0
„ „ × „	1909	1910	800	0	2
„ „ × „	1910	1911	1800	0	0
„ „ × „	1911	1912	1750	0	1
„ *rubrinervis* × „	1905/8	1907/9	200	17	1
„ „ × „	1911	1912	247	2	0
„ *nanella* × „	1905	1907/8	100	0	0
„ *lata* × „	1907	1908	250	13	0
„ „ × „	1911	1912	200	2	2
„ *oblonga* × „	1909	1912	87	0	0
„ „ × „	1911	1912	276	0	1
		Zusammen	6210	55	8

Die *Gracilis*-Pflanzen aus den letztgenannten Kreuzungen waren denen der ersten Zeilen durchaus gleich. Alle waren gelblichgrün und sehr schwach. Ihre Internodien waren länger als bei *O. muricata*, ihre Blätter nur wenig breiter als diese und ihre Stengelspitzen nutierend, wenn auch in geringerem Grade als beim Vater. Die Blüten hatten etwa doppelt so große Petalen als bei diesem. Die Früchte waren lang und keulenförmig, doch starben die Pflanzen vor der Reife ab.

In der Hoffnung, dadurch vielleicht ein besseres Ergebnis zu erlangen, habe ich auch den Bastard *O. Lamarckiana* × *biennis* mit *O. muricata* befruchtet. Es müssen dabei die erblichen Eigenschaften der *Biennis* ausgeschaltet werden. Solches war auch tatsächlich und nur in zu vollständiger Weise der Fall, denn ich erhielt unter etwa 60 gelben und gelblichgrünen Keimen keinen einzigen, den ich am Leben halten konnte. Auch bei der Bestäubung mit *O. cruciata* gab der genannte Bastard dasselbe Resultat wie die reine *O. Lamarckiana*, denn ich erhielt auf etwa 200 Keimen nur 6 blühende *Gracilis* (2 gelblichgrüne, 2 bunte und 2 grüne), welche den im vorigen Paragraphen beschriebenen gleich waren. Es werden somit auch hier die erblichen Eigenschaften des zentralen Elters aus dem Bastard ausgeschaltet.

§ 3. *Oenothera Lamarckiana* × *Millersi*

Diese Kreuzung habe ich 1908, 1910 und 1911 gemacht, und zwar mit dem folgenden Ergebnis:

Jahr	Kultur	Anzahl der Individ.	*Gracilis* grün, bunt	*Gracilis* gelblich und blühend	*Hero*
1908	1909/10	300	1	0	6
1910	1911	1100	4	0	2
1911	1912	250	0	0	0
O. oblonga	1912	8	3	0	1

Im Jahre 1911 befruchtete ich auch eine kräftige zweijährige Pflanze von *O. oblonga* mit dem Pollen von *O. Millersi*. Es keimten davon aber nur die acht in der letzten Zeile angegebenen Exemplare.

---

[1]) Die Kreuzungen von 1911 wurden je auf zwei Müttern gemacht.

Von den vier für 1911 besonders erwähnten *Gracilis*-Pflanzen waren drei sehr stark bunt, und zwar einseitig grün, auf der anderen Seite fast ganz weiß. Dasjenige von 1910, sowie eins von 1911 blieben Rosetten, das dritte blühte 1911 üppig, aber die ganze Blütenrispe war einseitig stark weißbunt. Das vierte Exemplar war nur anfangs schwach bunt, später dunkelgrün mit langen schmalen Blättern am Hauptstamm, aber auf den Seitenzweigen aus dem Stengelgrunde waren die Blätter merklich breiter. Es hat reichlich geblüht und auch Samen getragen. Diese vier Pflanzen hatten genau denselben Typus wie die *Gracilis* aus den *Cruciata*-Kreuzungen. Nur eins war von Anfang an etwas verschieden, indem es breitere, rein grüne Blätter trug, welche auf den zahlreichen Seitenzweigen (aus den Achseln der Wurzelblätter und höher am Stamme) überall denselben Bau hatten. Es blühte auf dem Gipfel des Stammes und auf acht der 40—50 cm langen Nebenästen und trug reichlich Früchte. Alle diese Pflanzen hatten, insofern sie blühten, herzförmige Petalen.

Von den beiden am vollständigsten grünen Exemplaren gewann ich 1911 selbstbefruchtete Samen und säte diese 1912 aus. Von der ganzen Ernte, etwa 1 ccm, keimten nur fünf Samen, welche den Typus ihrer Eltern wiederholten, der *Gracilis* aus *O. Lamarckiana* × *cruciata* sehr ähnlich waren, wie diese im Gipfel des wachsenden Stengels, vor und während des Anfanges der Blüte stark nutierten, aber breitere Blätter hatten. Sie waren völlig grün. Auch hier darf somit der *Gracilis*-Typus als konstant betrachtet werden.

Befruchtet man diese *Gracilis* mit dem Pollen von *O. Lamarckiana* oder von *O. (Millersi* × *Lamarckiana) velutina*, so werden die Erbschaften von *O. Millersi* ausgeschaltet, und erhält man (fast) reine *O. Lamarckiana*. Ich machte die Versuche 1911 und kultivierte 1912 davon 64 Nachkommen, von denen die meisten im Juli ihre Stengel getrieben und im August geblüht haben.



A B

Fig. 75

Oenothera (*muricata* × *Lamarckiana*) *velutina* × *cruciata*. Links die *Coerulea*, rechts die *Gracilis* aus dieser Kreuzung, 18. Sept. 1911.

§ 4. Ternäre Kreuzungen

Neben den reinen Arten der *O. Lamarckiana* und ihrer Derivate habe ich auch die Zwillinge *Laeta* und *Velutina* mit dem Pollen von *O. cruciata*, *O. muricata* und *O. Millersi* befruchtet. Ich wählte dazu die von der *O. muricata* hervorgerufenen Zwillinge als die bequemsten. Ich erhielt dabei nur wenige gelbe und zahlreiche grüne Keime. Unter den letzteren treten zwei Typen in annähernd derselben Anzahl von Individuen auf. Von diesen ist der eine der oben beschriebenen *Gracilis* in den Hauptzügen gleich, während der andere sich mehr der *O. muricata* nähert, namentlich in der blaugrünen Farbe seines Laubes. Er soll

deshalb mit dem Namen *O. hybrida coerulea* belegt werden. Dabei werden die *Laeta* und *Velutina* genau in derselben Weise gespalten, und dieses lehrt, daß die erbliche Eigenschaft, welche die *Coerulea* und die *Gracilis* liefert, eine andere ist, als jene, welche die Trennung in *Laeta* und *Velutina* bewirkt.

Unter dem Einflusse der Großmutter *O. muricata* erlangen die neueu Zwillinge selbstverständlich eine etwas andere Gestalt als in deu bisher beschriebenen Fällen. Sie



Fig. 76
Oenothera (muricata × Lamarckiana) laeta × muricata. Ein blühender Sproßgipfel der *Gracilis* iu der vierten Geueration, Jnli 1911.

sind Mittelbildungen zwischen diesen und der neuen Großmutter. Die *Coerulea* gleicht der *O. muricata* dabei am meisten (Fig. 75 A); sie hat deren Tracht, ist aber schwächer und dabei viel höher, oft über 2 m erreichend, mit langer, lockerer Traube. Ihr Laub ist meeresgrün, aber saftiger als bei der *O. muricata;* ihre Blüten sind etwas größer. Die *Gracilis* dagegen verliert die ihrem Namen entsprechenden Eigenschaften mehr oder weniger, indem sie zwar noch den *Gracilis*-Typus beibehält, aber von der ersten Jugend an viel kräftiger, am Schlusse auch bedeutend höher und stärker ist, als die binäre Form (Fig. 75 B, uud Fig. 76—77). Im übrigen zeigen diese beiden Typen noch geringe Unterschiede, je nachdem der Vater *O. muricata*, *O. cruciata* oder *O. Millersi* ist; namentlich bedingt der letztere breitere Blätter nnd einen kräftigeren Wuchs.

Ich fand für die erste Generation, nach dem Absterben der gelben Keime, die folgende Zusammensetzung:

Coerulea und *Gracilis* aus *Oenothera hybrida laeta* und *velutina*

A. Aus *Oen. (muricata* × *Lamarckiana) laeta*

Väter	Kreuzung	Kultur	*Coerulea*	*Gracilis*
O. cruciata	1910	1911	14	16
„ *muricata*	1905	1907/8	57	54
„ *Millersi*	1910	1911	4	2



Fig. 77

Oenothera (muricata × *Lamarckiana) laeta* × *muricata*. Oberer und unterer Teil einer reifen Fruchtähre der *Gracilis* in der dritten Generation, Nov. 1910.

B. Aus *Oen. (muricata* × *Lamarckiana) velutina*

Väter	Kreuzung	Kultur	*Coerulea*	*Gracilis*
O. cruciata	1910	1911	15	19
„ *muricata*	1908/10	1909/11	11	9
„ „ [1]	1907	1908/9	74	33
„ *Millersi*	1910	1911	9	3
		Summe	184	137
			57 %	43 %

[1] Für diesen Versuch diente *Oen. (muricata* × *nanella) velutina* als Mutter.

Der Gehalt an *Gracilis* ist hier wohl etwas zu niedrig angegeben, wegen der früh abgestorbenen gelben Keime, welche aller Wahrscheinlichkeit nach alle oder doch vorwiegend zu diesem Typus gehören. Die in der Tafel verzeichneten Pflanzen wurden während der Blüte- und Fruchtperiode beurteilt und gezählt.

Weitere Generationen habe ich nur von der Kreuzung *O. (muric. × Lam.) laeta × muricata* kultiviert, und zwar von der *Gracilis*. Diese ergaben sich dabei als konstant. Ich hatte 1909 16 Pflanzen in der zweiten, 1910 80 Pflanzen in der dritten, und 1911 70 in der vierten Generation.

Die in der Tabelle angeführten Kreuzungen habe ich nahezu sämtlich in der Weise wiederholt, daß ich für die *Laeta* und *Velutina* die durch *O. biennis*, anstatt durch *O. muricata* abgespaltenen Zwillinge als Mütter benutzte. Auch habe ich die durch *O. biennis Chicago* erzeugten *Laeta* und *Velutina* mit *O. cruciata* befruchtet. In allen diesen Fällen erhielt ich aber, nebst gelben Keimen, nur eine Form, und zwar die *Gracilis*. Diese war sehr einförmig und entsprach im wesentlichen den bereits gegebenen Beschreibungen.

Vierter Abschnitt

Pangenetische Untersuchung neuer Arten

Tafel XIX—XXII

A. Einleitung

§ 1. Methode der pangenetischen Analyse

Für eine eingehende Beurteilung des Mutationsvorganges ist es in erster Linie wichtig, sich eine Vorstellung zu machen über den Zustand, in welchem die wirksamen Träger der erblichen Eigenschaften sich vor und nach der Mutation befinden. Vor der Mutation bedingt ihr Zustand, mit anderen Faktoren, den Vorgang unmittelbar, und wir wollen deshalb zu erforschen suchen, in welcher Lage sich in der mutabelen *Oenothera Lamarckiana* jene Pangene befinden, welche in den Mutanten deren spezielle Merkmale bedingen. Nach der Mutation bewirkt die neue Lage die neuen Eigenschaften, und aus der Vergleichung beider Zustände muß offenbar die innere Veränderung abgeleitet werden, welche äußerlich als Mutation sichtbar wurde.

Dieser Gedankengang leitet zum Studium des für jede Mutante eigentümlichen Trägers ihrer Merkmale. Außerdem aber kann der Vorgang durch weitere (sagen wir z. B. benachbarte) Pangene bedingt sein, und deshalb ist es erforderlich, auch diese soweit wie möglich zu berücksichtigen. Hier treten zwei Gruppen in den Vordergrund: erstens diejenigen, welche die übrigen häufigeren Mutationen bedingen, und zweitens jene, welche wir bereits im vorigen Abschnitte als labil in der *Lamarckiana* kennen gelernt haben.

Es leuchtet ferner ein, daß dieses Studium sich nicht auf den Mutationsvorgang selbst beziehen darf, sondern seine Resultate völlig unabhängig von diesem, also auf anderem Gebiete zu sichern hat. Glücklicherweise stellen die Bastardierungs-Erscheinungen ein solches unabhängiges Gebiet dar. Dieses haben wir somit zu betreten, und erst nachdem wir hier die verschiedenen Zustände für die einzelnen Pangene festgestellt haben werden, dürfen wir die Ergebnisse mit denen der Erforschung des Mutationsvorganges selbst vergleichen.

Im Anschluß an die oben (Abschn. III, Kap. I) auseinandergesetzten Prinzipien gelangen wir nun zu den folgenden Vorschriften für die Arbeit.

Erstens wollen wir die *Lamarckiana* mit den einzelnen Mutanten kreuzen. Dabei wird sich herausstellen, wie dieses für mehrere Fälle bereits in meiner Mutationstheorie dargetan wurde, daß sehr oft bereits in der ersten Generation eine Spaltung eintritt. Es werden zwei Bastardtypen beobachtet, deren einer der *Lamarckiana* gleicht, während der andere die Merkmale der gewählten Mutante wiederholt. Daraus dürfen wir dann in Verbindung mit den früher gegebenen Definitionen ableiten, daß in dem einen der beiden Eltern der Kreuzung das betreffende Pangen inaktiv, in dem andern aber labil ist. Zwei Fälle sind dabei möglich, und vorausgreifend bemerke ich, daß beide tatsächlich vorkommen. Der labile Zustand kann bereits in der *Lamarckiana* vorhanden sein und beim Mutieren in den inaktiven übergehen (z. B. *O. nanella*), oder das Pangen kann in der *Lamarckiana* inaktiv sein und beim Mutieren in die labile Lage übergeführt werden *(O. lata)*.

Welche von beiden Möglichkeiten in jedem einzelnen Falle vorliegt, muß dann durch weitere Kreuzungen ermittelt werden. Dazu dienen die Verbindungen mit anderen Arten. Geben auch diese eine zweiförmige erste Generation mit einer Mutante, so deutet dieses darauf hin, daß das betreffende Pangen in dieser labil, und somit in der *Lamarckiana* inaktiv ist *(O. lata)*. Ist aber die erste Generation einförmig und tritt Spaltung erst in der zweiten auf, so liegt offenbar der Fall inaktiv × aktiv vor, und dürfen wir somit für die Mutante auf den inaktiven Zustand schließen.

Diese Folgerungen werden bisweilen durch morphologische Betrachtungen erleichtert. So beruhen die Zwerge offenbar auf dem Verlust eines der die hohe Gestalt bedingenden Faktoren und liegt es also auf der Hand, das betreffende Pangen in ihnen als inaktiv anzunehmen. Ebenso beruht die *Rubrinervis* auf dem Verlust der Festigkeit der Holz- und Bastfasern, und auch dieses deutet auf ein inaktives Pangen hin. Doch ist es unumgänglich, derartige vergleichende Schlußfolgerungen stets durch direkte Experimente zu erhärten.

Bis jetzt haben wir nur die für jeden einzelnen Abkömmling der *Lamarckiana* kennzeichnende Eigenschaft betrachtet. Es liegt aber die Möglichkeit auf der Hand, daß auch andere Pangene einen Einfluß auf den Vorgang ausüben, und deshalb sind auch diese zu prüfen. Vor allen jene, welche die Zwillinge und namentlich die im vorigen Abschnitt am ausführlichsten studierten *Laeta* und *Velutina* hervorrufen. Experimentell stellt sich diese Frage so: Können auch die Mutanten in *Laeta* und *Velutina* gespalten werden? Falls ja, so enthalten sie das betreffende Pangen in demselben labilen Zustand wie die *Lamarckiana* (z. B. *O. rubinervis* und *O. nanella*), falls nein, in einer anderen Lage *(O. gigas)*. Aus äußeren Gründen habe ich mich meist auf die *Laeta*-Spaltung beschränken müssen, und den anderen Fall *(O. densa* und *O. laxa)* nur gelegentlich berücksichtigt.

Schließlich fragt es sich, ob bei einem Mutationsvorgang jedesmal nur ein einzelnes Pangen seine Lage ändert, oder ob vielleicht auch

andere sich dabei beteiligen können. Beides kann man für möglich halten und namentlich könnte ein Übergang aus dem labilen in den aktiven Zustand eintreten, ohne sich äußerlich zu verraten. Solches ist z. B. mit dem *Nanella*-Pangen in der *Oen. rubrinervis* der Fall; dieses wird hier, wie wir später sehen werden, von labil aktiv, d. h. daß *O. rubrinervis* bei Kreuzung mit *O. nanella* nicht in der ersten, sondern in der zweiten Generation Zwerge abspaltet (Mutations-Theorie, Bd. II, S. 450—451).

Die zuletzt aufgeworfene Frage muß also durch Kreuzungen der einzelnen Derivate der *Lamarckiana* miteinander beantwortet werden. Verhalten sie sich dabei genau so wie bei der Verbindung mit dieser letzteren Art, so enthalten sie die fragliche Eigenschaft offenbar in derselben Lage, verhalten sie sich aber anders, so deutet dieses auf eine Veränderung der inneren Ursache hin.

Die Anordnung des Stoffes in den einzelnen Kapiteln dieses Abschnittes wird sich diesem Gedankengange soviel wie möglich anschließen.

B. Progressive Mutanten

Kapitel I

Oenothera gigas

Tafel IV und XIX

§ 1. Die Entstehung von *Oenothera gigas*

Oenothera gigas ist im Versuchsgarten zu Amsterdam aus Samen hervorgegangen, welche ich im Sommer 1891 auf isolierten Individuen von *O. Lamarckiana* von reiner Abstammung gesammelt hatte. Die Samen säte ich 1895 aus und unter den zweijährigen Exemplaren fand ich im Sommer 1896 das Exemplar, von welchem seitdem meine ganze Rasse abgestammt ist[1]).

Diese Rasse umfaßt zwei Linien, deren eine vorzugsweise in einjährigen, deren andere aber zumeist in zweijährigen Generationen kultiviert wurde. In der ersteren erhielt sie sich durch sieben, in der anderen durch vier Generationen konstant. Die erstere wurde 1896, 1898, 1899, 1901 künstlich und rein befruchtet. Darauf folgte 1903 die fünfte Generation, welche 1904 blühte und an einer isolierten Stelle des Gartens frei ihre Blumen öffnete. Die 6. und 7. Generation (1907 und 1908) sind wiederum künstlich befruchtet worden. Die andere Linie ging von derselben Anfangspflanze aus, wurde aber in allen Gene-

---

[1]) Die Mutations-Theorie, Bd. I, S. 230, S. 158 und *Comptes rendus de l'Acad. Paris* 1900. Außerdem ist *O. gigas* auch in Schweden aus *O. Lamarckiana* entstanden, vergl. Heribert Nilsson, *Oenothera gigas* främgangen som mutation i Sverige, *Botaniska Notizer* 1909, S. 97.

rationen künstlich und rein von mir selbst befruchtet. Die zweite Generation, 1903, war zweijährig, die dritte einjährig in 1909 und die vierte wiederum zweijährig in 1911.

Diese Rasse verhält sich in vielen Hinsichten anders als die übrigen Abkömmlinge der *O. Lamarckiana*, und zwar teils in der großen Seltenheit ihres Auftretens, teils in ihren äußeren Merkmalen, welche sie sofort als eine gute Art und nicht etwa als eine Varietät kennzeichnen, teils



Fig. 78
Oenothera gigas. Ende August, beim Anfang der Blüte, 1910.

in ihren Kreuzungen, welche diese Auffassung in auffallender Weise bestätigen. Die Bastardierungen gelingen in der Regel schwierig, und die Hybriden sind fast ausnahmslos entweder durchaus, oder doch nahezu steril, und zwar um so weniger fruchtbar, je weiter die mit der *Gigas* verbundene Art systematisch von ihr entfernt ist. Erwägt man dabei, daß dieselben Arten mit der *Lamarckiana* stets ausreichend fertile Bastarde geben, so gelangt man zu der Folgerung, daß die systematische Distanz zwischen ihnen und der *Gigas* eine bedeutend größere ist, als zwischen

ihnen und der *Lamarckiana*. Dieses berechtigt dann offenbar zu der Auffassung der *O. gigas* als einer guten, von ihrer Mutterart durchaus verschiedenen Spezies.

Die Unterschiede beziehen sich erstens auf die Anzahl der Chromosomen, welche hier 28 und bei der Mutterart 14 sind, wie Miss A. LUTZ und R. R. GATES gefunden haben[1]), und auf die damit zusammenhängende Vergrößerung der Zellen, sowie die dadurch weiter bedingten Eigenschaften im Bau der Organe[2]).



Fig. 79
Trauben mit reifen und grünen Früchten.
Links: *Oenothera gigas*, rechts: *O. Lamarckiana*.
Sept. 1906.

Durch die bahnbrechenden Untersuchungen von ÉLIE und ÉMILE MARCHAL ist festgestellt worden, daß man bei Moosen die Zahl der Chromosomen künstlich verdoppeln kann, und daß dann eine entsprechende Vergrößerung der Zellen sowie die sich daraus ergebende Zunahme der Größe und Abweichungen im Bau der Organe die Folgen sind[3]). Aus diesem Grunde darf man die mit ihren Befunden übereinstimmenden Differenzen zwischen *O. gigas* und *O. Lamarckiana* als Folgen der Verdoppelung der Chromosomenzahl betrachten.

Außerdem hat *Oenothera gigas* aber eine Reihe von Merkmalen, welche nicht durch diese Verdoppelung bedingt zu sein brauchen, wie z. B. die Hinaufschiebung der Achselknospen am Stengel, die leichte Keimfähigkeit der Samen usw. Die Unabhängigkeit dieser und anderer Eigenschaften wurde anfangs von GATES übersehen, dann aber von STOMPS in einer kritischen Behandlung der ganzen Frage klargestellt[4]) und von GATES anerkannt[5]). Als dritte Gruppe

[1]) ANNE M. LUTZ. *Science* N. S. Vol. 26, S. 151, Aug. 1907, und Vol. 27, S. 335, Febr. 1908. — R. R. GATES, *Bot. Gaz.* Bd. 44, S. 1—21, 1907.

[2]) GATES a. a. O.

[3]) ÉLIE et ÉMILE MARCHAL, Aposporie et sexualité chez les mousses, I et II, *Bull. Acad. Roy. Belgique*. 1907 p. 765 et 1909 p. 1249.

[4]) THEO J. STOMPS, Kerndeeling en Synapsis by *Spinacia oleracea*, 1910, S. 52—64. Hier auch die übrige Literatur über diesen Gegenstand.

[5]) GATES, *American Naturalist* Vol. 45, Oct. 1911, S. 600 und 602.

von Merkmalen erwähne ich hier vorgreifend die demnächst zu behandelnde Tatsache, daß bei der Entstehung von *O. gigas* nebenbei auch die *Laeta*-Pangene in ihrer Lage verändert worden sind. Offenbar kann auch dieses nicht als eine Folge der Verdoppelung der Chromosomen betrachtet werden.

Über die Entstehung von *O. gigas* kann man sich eine ganz bestimmte Vorstellung machen. Die meisten übrigen Mutanten der *O. Lamarckiana* können wohl je aus einer einzigen mutierten Sexualzelle hervorgehen. Trifft eine solche bei der Befruchtung mit einer nicht mutierten zusammen, so läßt sich das Ergebnis aus den Resultaten unserer Kreuzungen berechnen. Für *O. brevistylis* führen diese zu einem Bastard, der in der nächsten Generation aus den selbstbefruchteten Samen die neue Form rein wird abspalten können. Für *O. nanella* aber läßt sich vorhersagen, daß ein Teil der mutierten Sexualzellen sofort nach der Befruchtung durch eine nicht mutierte Zelle den neuen Typus geben wird, während ein anderer Teil zu den Merkmalen der Mutterart zurückkehren muß. Denn auch bei künstlichen Kreuzungen ist hier die erste Generation eine zweiförmige.

Die Bastarde von *O. gigas* mit *O. Lamarckiana* sind aber einförmig und konstant, aus ihnen kann die neue Form nicht unmittelbar hervorgehen. Hier bedarf es also des Zusammentreffens zweier mutierten Sexualzellen, und die Aussicht auf eine Mutation wird somit im Verhältnis des Quadrates geringer werden. Daraus läßt sich zum Teil die Seltenheit ihrer Entstehung erklären.

Offenbar muß es nebenbei bisweilen vorkommen, daß eine in *Gigas* mutierte Sexualzelle der Mutterart mit einer nicht mutierten zusammenkommt. Es muß dann ein Bastard entstehen, welcher bei Selbstbefruchtung eine konstante intermediäre Rasse bilden wird. Solche halbe *Gigas*-Mutanten sind in meinen Kulturen von Zeit zu Zeit aufgetreten. Anfangs, als ich die Eigenschaften der betreffenden Bastarde noch nicht kannte, habe ich sie wohl mit gewöhnlichen *Gigas*-Mutanten verwechselt[1]), namentlich wenn sie keine Samen bildeten. Aber auch später waren sie steril. Im Sommer 1910 habe ich eine solche Pflanze sehr genau mit den beiden Arten verglichen und auch durch Selbstbefruchtung einige Samen erhalten, welche sich aber als nicht keimfähig ergaben. Ihre Beschreibung werde ich aber erst im letzten Abschnitt geben[2]).

§ 2. Intermediäre Bastarde

Mit den älteren Arten bildet *Oenothera gigas* Bastarde, welche in nahezu allen ihren Eigenschaften die Mitte zwischen den beiden Eltern halten. Auch sind die Hybriden aus derselben Kreuzung einander stets gleich. Spaltungen, und namentlich die sonst so gewöhnliche Spaltung des *Laeta*-Merkmales wurden niemals beobachtet. Leider waren die Pflanzen aber bis jetzt in allen Kombinationen durchaus steril; es ent-

---

[1]) Die Mutations-Theorie, Bd. I, S. 231, Mutanten von 1898 und 1899.

[2]) Vergl. Abschn. V, Kap. II, § 5 und 6, Fig. 118—119.

standen entweder keine Samen oder nur sehr wenige, welche nicht zu keimen vermochten. Die zweite Generation konnte somit für die Kreuzungen mit den älteren Arten bis jetzt nicht untersucht werden.

Die Kreuzungen selbst geben meist eine ausreichende Ernte, nicht selten sogar eben so reichlich wie nach Selbstbefruchtung der Mutterpflanze. Jedoch hängt dieses in hohem Grade von äußeren Umständen ab. Manche Kreuzung gelingt in einem Sommer, während sie in einem anderen Jahre mißlingt. Bei verschiedenartiger Kultur treten auch in demselben Jahre große Unterschiede auf, namentlich wenn die Blütezeit dadurch wesentlich verschoben wird. Auch individuelle Unterschiede, auf demselben Beete, findet man bisweilen. Nicht selten bekommt man eine reichliche Ernte anscheinend guter Samen, welche dann aber nicht keimen können. Ich habe über den Einfluß äußerer Umstände auf diese Fertilität eine Reihe von Versuchen gemacht, aber noch nicht zum Abschluß gebracht. Es lassen sich hier offenbar wichtige Aufschlüsse für die Physiologie des Befruchtungsvorganges, sowie für die Technik der Bastardierungen erwarten.

Bei gelungener Kreuzung erhält man pro Kubikzentimeter Samen oft 50—100 Keimpflanzen und zwar sowohl wenn *O. gigas* die Mutter ist, als wenn andere Arten mit ihrem Pollen befruchtet werden. In anderen Fällen hält es oft schwer, 10—20 Exemplare des Bastardes heranzuziehen. Die Bastarde selbst sind bei Selbstbefruchtung steril, und dieses wird durch mangelhafte Ausbildung ihres Blütenstaubes verursacht, denn bei freier Bestäubung, namentlich durch den Pollen der *Lamarckiana*, setzen sie reichlich Früchte und Samen an. Ich habe z. B. von *O. gigas* × *biennis* 8 und von der reziproken Verbindung 12 Exemplare mit dem eigenen Blütenstaub befruchtet, auf jedem etwa 10 bis 20 Blüten, ohne keimfähige Samen zu erlangen. Ähnlich in den Kreuzungen mit *O. Cockerelli*, *O. biennis Chicago* usw., welche in ähnlichen Anzahlen von Individuen geprüft wurden. Ich habe ferner den Blütenstaub von *O. muricata* × *gigas* und von *O. gigas* × *biennis* auf die Narben von *O. Lamarckiana* gebracht, aber ohne dadurch Samen zu erhalten.

Aus diesem Grunde sind die folgenden Beschreibungen auf die erste Generation beschränkt. Die meisten Kreuzungen habe ich in verschiedenen Jahren wiederholt. Ich fange mit denjenigen Fällen an, in denen die entsprechende Verbindung mit *Lamarckiana* eine Spaltung in *Laeta* und *Velutina* gibt. Diese findet hier, wie bereits erwähnt, niemals statt, obgleich die schmalblätterigen Individuen bisweilen der *Velutina* sehr ähnlich sind.

O. gigas × *Hookeri*. Kreuzungen 1908, 1909, 1910, 1911, Ernte 1—5 ccm pro Pflanze. Von zwei Müttern von 1910 erhielt ich 54 und von einer von 1911 51 Hybriden. Diese waren normal grün, nicht zum Teil gelblich wie bei der entsprechenden Kreuzung von *O. Lamarckiana*. Sie waren bereits als junge Rosetten deutlich intermediär zwischen den beiden Eltern, glichen der *O. gigas* × *Lamarckiana* im allgemeinen sehr, hatten aber längere und schmälere Blätter unter dem Einfluß des Vaters. Im Juni erreichten diese etwa 25 cm bei einer Breite von nur 6 cm. Es gab 6 und 23 schmalblätterige Exemplare,

welche sich als Zwischenbildungen zwischen *O. Hookeri* und den schmalblätterigen Formen von *O. gigas* verhielten (vergl. Taf. XIX); die übrigen waren Mittelformen zwischen der normalen *O. gigas* und *O. Hookeri*. Im August und September 1911 haben 25 Exemplare geblüht; sie hatten die auffallend großen Blumen beider Eltern (Petalen 5 cm) und ihre Narben ragten über die Antheren hinaus. Diese enthielten reichlichen Blütenstaub, der aber unfruchtbar war. Ich erntete nach Selbstbefruchtung vieler Blüten nur Spuren von Samen. Die Internodien des Stengels waren etwas länger als bei *O. gigas*, die Stengelblätter etwas schmäler und von etwas blasserer Farbe, die frei befruchteten Früchte merklich länger. In allen diesen und anderen Hinsichten hielten sie die Mitte zwischen den beiden Eltern.

Die reziproke Kreuzung *O. Hookeri* × *gigas* habe ich 1908 gemacht und 1909 wiederholt; die bis jetzt ausgesäten Samen zeigten sich aber nicht als keimfähig.

O. gigas × *Cockerelli*. Kreuzungen 1908 und 1910; Ernte 4—5 cm pro Pflanze mit etwa 50—60 Keimpflanzen pro ccm Samen, somit verhältnismäßig sehr fruchtbar. Ich erzog 1911 aus zwei Müttern über 100 kräftige Rosetten und hatte im Sommer 20 blühende normale Exemplare nebst einigen schmalblätterigen. Die ersteren waren von Anfang an intermediär zwischen den Eltern und sehr einförmig. Im Juni waren die Wurzelblätter fast ohne Buckeln mit breiter Spitze und breitem Grunde, schmal mit schiefen Nervenwinkeln und blaßgrün, während die Blätter der *Gigas* breit und stark bucklig sind mit rundem Gipfel und sehr breitem Grunde, mit weiteren Nervenwinkeln und dunkelgrün, und diejenige der *Cockerelli* schmal, graugrün, ganz glatt, mit spitzem Gipfel und keilförmigem Grunde und engen Nervenwinkeln. Während der Blüte, im August, erreichten die Bastarde über 2 m, waren reichlich verzweigt, sehr üppig und auffallend reichblühend; sie bildeten einen der schönsten Bastardtypen meines Gartens, trotzdem die Blüten, unter dem Einfluß des Vaters, nur mittlere Größe erreichten. Die Petalen waren nur 2,5 cm lang, die Narben lagen mitten zwischen den Antheren, welche reichlichen aber sterilen Staub führten; die Früchte waren nach freier Bestäubung sehr zahlreich, länger als bei *Gigas*, aber kürzer als bei *Cockerelli*. Nach künstlicher Selbstbefruchtung von zahlreichen Blüten auf sechs Pflanzen erhielt ich gar keine Samen. In den vegetativen Teilen waren die Pflanzen gleichfalls Mittelbildungen, mit längeren Internodien und schmäleren, mehr graugrünen Blättern als bei *O. gigas* usw.

Die reziproke Kreuzung, *O. Cockerelli* × *gigas*, machte ich 1907, 1908, 1909 und 1910. Anfangs erhielt ich gar keine keimfähige Samen, in 1910 aber auf sechs Müttern, 0,5—0,8 ccm Samen durch Selbstbefruchtung von je 10—12 Blüten. Diese ergaben mir zumeist 40—60 Keimpflanzen pro Mutter; bisweilen weniger. Ich erzog deren 146 bis zum Juli, als sie große Rosetten von Wurzelblättern waren, und 25 bis zur Blüte und Fruchtreife. Sie waren während der ganzen Entwicklungszeit den neben ihnen wachsenden reziproken Hybriden durchaus gleich und ebenso steril wie diese, denn vier Rispen gaben bei künstlicher Befruchtung gar keine Samen.

O. biennis × *gigas*[1]). Kreuzungen 1903, 1905, 1907, 1910. Ernte 0,1—0,5, selten bis 2 ccm pro Pflanze (nach Befruchtung von je 10—12 Blüten). Samen bisweilen schlecht, bisweilen 40—60 Keimlinge pro Mutter liefernd. Die Bastarde durchaus steril, 12 Exemplare lieferten nach künstlicher Befruchtung vieler Blüten gar keine Samen. Ich erzog etwa 200 Exemplare zu großen Rosetten und davon etwa 50 zur Blüte. Alle waren durchaus einförmig und Mittelbildungen zwischen den beiden Eltern, und nicht etwa zwischen *O. biennis* und *O. Lamarckiana*, wie solches bei anderen Mutanten der Fall ist. Die Wurzelblätter waren nahezu ebenso groß und breit wie bei *O. gigas*, aber zeigten die rötlichen Nerven der Mutter. Die Blütenknospen waren dick, die Blüten nur wenig größer als bei *O. biennis*; die Griffel kurz und die Narben lagen zwischen den Antheren, was Selbstbestäubung zur Folge hatte, welche aber ohne Erfolg blieb. Die frei befruchteten Früchte sind kleiner und in dickeren Ähren zusammengedrückt als bei *O. Lamarckiana* × *gigas*.

Die reziproke Kreuzung *O. gigas* × *biennis* würde noch breitere Blätter erwarten lassen, doch kommen die beschriebenen denen der *O. gigas* bereits so nahe, daß Differenzen

[1]) *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* 1908, Bd. XXVI a, S. 760.

sich nicht sicherstellen ließen. Auch sonst waren die Bastarde den soeben besprochenen gleich. Ich machte die Kreuzungen 1905 und 1907 und erzog 90 Pflanzen, von denen 15 geblüht haben. Sieben von diesen habe ich künstlich mit dem eigenen Staub befruchtet, erhielt dabei aber teils gar keine, teils nur Spuren von Samen.

O. muricata × *gigas*. Kreuzungen 1903, 1905 und 1907. Ernte höchstens 0,2 ccm pro Pflanze; Keimlinge 10—20, in einem Falle aber 50. Von ihnen haben 62 geblüht und sind 8 künstlich befruchtet worden, aber ohne Erfolg. Unter dem Einflusse der Mutter war bei diesen Bastarden die Anzahl der schmalblätterigen Individuen größer als in anderen Kulturen und waren auch die Blätter oft viel schmäler, nicht selten linienförmig [1]).

Die breitblätterigen Individuen unterschieden sich von den übrigen beschriebenen Bastardtypen durch etwas schmälere und flachere Blätter von hellgrüner Farbe und kleinere Blüten. Sie zeigten in diesen Hinsichten die Merkmale der *O. muricata* verbunden mit denen der *O. gigas*. Die Stämme sind aber ebenso dick, die Belaubung ebenso gedrungen und der Wuchs ebenso kräftig wie bei den anderen; es überwiegt in diesen Punkten also der Einfluß der *O. gigas*. Dagegen sind die Griffel kurz und die Narben von den Antheren umringt. Auch sonst zeigen sie sich in allen Eigenschaften intermediär zwischen den Eltern.

O. gigas × *muricata*. Die analoge Kreuzung von *O. Lamarckiana* gibt Bastarde, welche den Typus *Gracilis* darstellen. Weitaus die meisten, nicht selten alle Keimlinge sind aber gelb und sterben entweder vor oder doch während der Ausbildung der ersten Blätter. Die Kreuzung *Gigas* × *muricata* gibt solche gelbe Keime aber nicht, und dieses deutet darauf hin, daß die betreffende Eigenschaft beim Entstehen der *O. gigas* verloren gegangen ist. Allerdings gelangen die Kreuzungen 1905, 1907, 1909 und 1911 nur schwierig, denn ich erhielt meist keine keimfähigen Samen, und nur in vier Versuchen 12 + 25 + 6 + 11 = 54 Keimpflanzen. Diese waren sämtlich grün und wurden teils zu großen Rosetten, teils zu blühenden Pflanzen (8 + 20 + 4 + 6 Exempl.) herangezogen. Sieben von ihnen wurden mit dem eigenen Staub künstlich befruchtet, gaben aber keine Samen. Unter dem Einflusse des Vaters gab es ziemlich viele schmalblätterige Individuen (4 + 3 Exempl.), die übrigen hatten aber auch Blätter, welche viel schmäler waren als bei *O. gigas* × *Lamarckiana*, Blüten, welche eine mittlere Größe, etwa wie bei *O. biennis* erreichten, und Rispen, welche fast ebenso dicht und reichblütig waren wie beim Vater.

O. gigas × *O. biennis Chicago*. Kreuzung 1907 und 1911. Ernte von 1907: 0,5 ccm, aus denen fünf Exemplare keimten, welche sämtlich geblüht haben und von denen drei künstlich befruchtet wurden. Diese bildeten teils keine, teils nur Spuren von Samen aus. Sie waren intermediär zwischen den Eltern und auffallend schmalblätteriger als *O. biennis* × *gigas*, der sie sonst sehr ähnlich waren.

Die Kreuzung von 1911 fand auf zwei sehr kräftigen zweijährigen Pflanzen, welche unter Glas wuchsen, statt, und lieferte demzufolge eine reichliche Ernte (je 3 ccm Samen), aus denen ich 64 und 90 Pflanzen erzog. Sie bildeten im Juni und Juli 1912 sehr kräftige Rosetten mit großen breiten Blättern, denen aber schmalblätterige bis linienblätterige Formen in allen Graden beigemischt waren. Die breitblätterigen trugen die Merkmale beider Eltern, die schmalblätterigen jene des entsprechenden Typus der *O. gigas* in Verbindung mit denen des Vaters. Im Juli fingen die meisten an, ihre Stengel zu treiben und im August haben auf beiden Beeten zusammen 60 Exemplare geblüht. Sie hatten viel breitere Blätter als *O. biennis Chicago*, hatten deren Tracht, aber waren niedriger und von mehr gedrungenem Bau. Die Blüten waren groß, die Petalen 3,5 cm lang. In allen diesen und den anderen Punkten hielten sie genau die Mitte zwischen beiden Eltern.

O. biennis Chicago × *gigas*. Die analoge Verbindung mit *Lamarckiana* gibt hier nicht eine Spaltung in *Laeta* und *Velutina*, sondern in *Densa* und *Laxa* (siehe S. 151), doch reichen meine Kulturen wegen der Sterilität nicht aus, das Fehlen einer solchen Spaltung zu beweisen. Ich erhielt aus den 1905 gemachten Kreuzungen nur etwa 1 ccm

[1]) Ebenso in den Kulturen von B. M. Davis, Genetical studies on Oenothera I (*American Naturalist* 1910, Vol. 44, S. 109).

Samen, und daraus nur 15 Keimpflanzen, welche aber sämtlich zu kräftigen, blühenden, über 2 m hohen Pflanzen heranwuchsen. Sie waren Mittelbildungen zwischen den Eltern, mit vorwaltendem Typus der *O. biennis Chicago*, aber mit merklich größeren Blüten und halbwegs über die Antheren hinausragenden Narben. Fünf von ihnen wurden künstlich selbstbefruchtet, setzten aber keine Samen an. Eine Wiederholung der Kreuzung, 1911 gemacht, gab auf einem Individuum gar keine Samen, auf einem andern 0,1 ccm Ernte, aus der ich nur 6 Pflanzen erhielt. Diese waren breitblätterig, dem reziproken Bastard in jeder Hinsicht gleich, bildeten im Juli ihre Stengel aus und öffneten im August ihre Blüten.

O. cruciata × *gigas*. Kreuzung 1911. Aus den Samen von etwa 20 Früchten auf zwei Müttern erhielt ich nur 26 + 7 + 33 Keimpflanzen. Diese waren dunkelgrün und hatten, dem breitblätterigen weiblichen Sexualtypus der Mutter entsprechend, auffallend breite, dunkelgrüne Blätter. Im Juni erreichten die Wurzelblätter eine Breite von $7^1/_2$ bei einer Länge von 15 cm. Die meisten Exemplare blieben den Sommer über im Rosettenstadium; einige trieben aber frühzeitig ihren Stengel. Sie vereinigten dabei in jedem Alter die Merkmale der *O. gigas* mit denen des weiblichen Sexualtypus der *O. cruciata*, blühten aber mit großen Blüten mit herzförmigen Petalen und trugen dicke Blütenknospen.

O. gigas × *cruciata*. Die entsprechende Kreuzung *O. Lamarckiana* × *cruciata* liefert, wie wir in Abschn. III, S. 163 gesehen haben, fast ausschließlich gelbe, früh absterbende, oder gelbliche, nur schwach aufwachsende Keimpflanzen. Nur wenige werden grün und tragen den schmalblätterigen Typus der *Gracilis*. Die Samen aus der Kreuzung *O. gigas* × *cruciata* werden weit spärlicher ausgebildet, keimen aber alle grün und bilden sich zu grünen, meist sehr kräftigen Pflanzen aus. Von zwei 1911 vorgenommenen Kreuzungen hatte ich 1912 zusammen 105 Nachkommen, von denen ich 45 im Juni ausrodete und 60 weiter kultivierte. Sie hatten ebenso dunkelgrüne, aber weniger breite Blätter als die reziproke Kreuzung. Es gab fünf schmalblätterige Individuen und eins mit langen, linealischen Blättern, in denselben Typen wie bei der Mutterart. Nur wenige (14) Pflanzen bildeten ihren Stengel aus; diese blühten im August, und zwar 13 mit herzförmigen Petalen und dicken Blütenknospen, und eine mit breit-linealischen Petalen.

Die beiden reziproken Bastarde waren einander in den meisten untersuchten Punkten gleich, abgesehen von der Breite der Blätter und im übrigen zwischen den elterlichen Typen intermediär.

O. gigas × *Millersi*. Diese Kreuzung gelang mir etwas besser als die analogen Verbindungen mit *O. muricata* und *O. cruciata*. Hier wie dort waren alle Keime grün, im Gegensatz zu den vorwiegend gelben Keimlingen aus *O. Lamarckiana* × *Millersi*. Ich machte die Kreuzung 1911 auf zwei zweijährigen Müttern und erhielt zusammen 165 Pflänzchen, von denen ich die 48 besten weiter kultiviert habe. Sie entwickelten sich meist kräftig, hatten deutlich die gewöhnlichen Merkmale der *Gigas*-Bastarde und 9 schmalblätterige Individuen, wie sie ja die Mutterart auch hervorbringt. Sie waren zwischen den Eltern intermediär, doch mit Vorherrschen der mütterlichen Merkmale. Im Juli fingen einige an, ihren Stengel zu treiben, und im August haben 25 von ihnen geblüht. Die Blütenrispen nutierten wie beim Vater, trugen aber in den Knospen und Blüten intermediäre Merkmale.

§ 3. Konstanz der intermediären Bastarde

Dieselben Erscheinungen der Sterilität, wie bei den Kreuzungen von *Oenothera gigas* mit den älteren Arten, wiederholen sich bei den Verbindungen mit *O. Lamarckiana* und deren übrigen Abkömmlingen, aber in etwas geringerem Grade. Die Kreuzungen gelingen häufiger und bringen eine bessere, wenn auch noch stets kleine Ernte. Wesentlich aber ist, daß die Bastarde nicht immer steril sind, und daß es

mehrfach gelingt, eine zweite Generation zu erziehen. Die sexuelle Verwandtschaft geht hier somit in der Hauptsache parallel mit der systematischen.

Trotz vielfach wiederholter Versuche habe ich bis jetzt nur ein einziges Mal eine wirklich fertile Bastardrasse erhalten, diese hat sich aber bis jetzt durch fünf Generationen als konstant erwiesen. Sie entsprang aus einer 1905 gemachten Kreuzung von *O. gigas* mit *Lamarckiana* in einem einzigen Bastard-Individuum, während die sämtlichen übrigen Bastarde aus derselben und aus analogen Kreuzungen steril oder doch nahezu steril waren.

Diese fertile Rasse soll jetzt in erster Linie beschrieben werden[1]).

O. gigas × *Lamarckiana*. Die Kreuzung wurde im Sommer 1905 zwischen zweijährigen Pflanzen reiner Abstammung ausgeführt. Die Samen (1 ccm) wurden teils 1907, teils 1908 ausgesät und lieferten 32 bezw. 30 Exemplare, von denen in jedem Jahre 8 geblüht haben. Die am frühesten blühende Pflanze von 1907 wurde mit ihrem eigenen Pollen rein befruchtet und gab eine reichliche Samenernte (1 ccm), aus der ich im nächsten Jahre die zweite Generation erzog.

Die Bastarde der ersten Generation waren alle unter sich gleich, abgesehen von einzelnen schmalblätterigen Individuen, wie sie ja auch in reinen Kulturen von *O. gigas* auftreten. Ich kreuzte *Gigas* auch mit *O. brevistylis* und erhielt zehn Bastarde, von denen drei blühten (1907). Sie stimmten in allen Merkmalen mit den aus *O. gigas* × *Lamarckiana* hervorgegangenen Pflanzen überein.

Die zweite Generation erzog ich im Jahre 1908. Im ganzen hatte ich 224 Pflanzen, von denen 87 geblüht und Früchte gebildet haben. Sie waren alle unter sich gleich und führten genau denselben Typus wie die erste Generation. Die dritte Generation hatte ich 1909; sie umfaßte 60 Pflanzen, von denen ich die Hälfte zur Blüte gelangen ließ. Auch diese waren unter sich in jedem Lebensalter gleich und vom Typus ihrer Voreltern, und ebenso fruchtbar wie die *O. Lamarckiana* selbst. Aus ihrem Samen erzog ich 1910 die folgende und daraus 1911 die fünfte Generation. Sie umfaßten 120 + 60 = 180 Pflanzen, von denen 23 + 9 = 32 geblüht haben. Auch diese waren einförmig, ihren Vorfahren gleich und ebenso fertil wie diese. Ich erntete 3—5 ccm guten Samen pro Pflanze nach künstlicher Selbstbefruchtung. Die Rasse erhielt sich somit durch fünf Generationen konstant, ohne Änderung in ihren äußeren Merkmalen und in ihrer Fertilität[2]).

Die *O. gigas* × *Lamarckiana* sind in allen Eigenschaften zwischen den Eltern intermediär. Auf den ersten Blick sind sie der Mutter zum Verwechseln ähnlich. Ich kultivierte sie deshalb stets neben gleich großen Beeten der beiden Eltern, um sie genau vergleichen zu können. Schon an den jungen Keimpflanzen erkennt man die Unterschiede deutlich. Die Blätter von *O. gigas* sind dann nahezu kreisrund, diejenigen von *O. Lamarckiana* länglich und zugespitzt, die Blätter des Bastards verbinden bei etwa 4 cm Scheibenlänge die gerundete Basis der Mutter mit der eckigen Spitze des Vaters. Am fünften und sechsten Blatt nach den Kotylen sind diese Verhältnisse am deutlichsten. Nach dem Auspflanzen auf den Beeten nähern sich die Rosetten immer mehr dem Bilde

---

[1]) Bastarde von *Oenothera gigas*, Berichte d. deutsch. Bot. Ges. 1908, Bd. XXVI a. S. 754—762.

[2]) J. M. Geerts berichtet, daß er in den vegetativen Kernen eines Individuums der zweiten Generation dieser fertilen Rasse von *O. gigas* × *Lamarckiana* nur 14 Chromosomen gefunden hat. Siehe: *Ber. d. d. bot. Ges.* 1911, Bd. XXIX, S. 163. Da diese Generation der ersten äußerlich gleich war, hat die Anfangspflanze meiner fertilen Rasse wohl auch nur 14 Chromosomen in ihren Kernen gehabt. Sie lebte aber 1907, kurze Zeit, bevor die hohe Chromosomenzahl der *O. gigas* entdeckt wurde (vgl. S. 177 Note 1), und somit sind ihre Kerne nicht untersucht worden.

der *O. gigas*, doch bleiben die Blätter im großen und ganzen schmäler und spitzer als diejenigen dieser Art. Meine Kulturen hatten nahezu keine schmalblätterigen Individuen und waren daher sehr einförmig. Nur gab es in der zweiten Generation zwei Mutanten, welche die Merkmale der *O. nanella* mit denen der *O. gigas* vereinigten. Da aber sowohl *O. gigas* als auch *O. Lamarckiana* selbst alljährlich in *Nanella* mutieren, hatte der Bastard dieses Vermögen offenbar von seinen Eltern geerbt.

Als die Bastarde ihre Stengel hervortrieben, blieben ihre Merkmale zwischen denen der Eltern intermediär. Auffallend war solches in den Blütenknospen. Die ersteren sind bei *O. gigas* sehr dick (1,5 cm), bei *O. Lamarckiana* aber dünn (1,0 cm), und beim Bastard hielten sie genau die Mitte (1,2—1,3 cm). Die Petalen der beiden elterlichen Arten haben dieselbe Länge (etwa 4—5 cm), doch sind sie bei *O. gigas* bedeutend breiter als bei *O. Lamarckiana* (5,5 cm). Im Bastard näherten sie sich mehr der erstgenannten Art (7 cm). Die Früchte sind bei *O. gigas* kürzer und dicker als bei *O. Lamarckiana* und halten beim Bastard in beiden Dimensionen genau die Mitte. In allen diesen und den sonst noch beobachteten Merkmalen waren die Hybriden stets zwischen den Eltern intermediär, und blieben sie sich in den aufeinander folgenden Generationen gleich.

Die ursprüngliche Kreuzung habe ich 1909 und 1910, und im letzteren Jahre unter sehr verschiedenen Kulturbedingungen wiederholt. Ich erhielt entweder keine oder nur wenige keimfähige Samen pro Pflanze, meist etwa 5—20 auf je 10 Blüten. Ich erzog 45 Exemplare zur Blüte und befruchtete 10 unter ihnen mit ihrem eigenen Pollen, auf je 10—12 Blüten. Ich erhielt aber entweder nur leere oder doch nur krüppelige samenarme Früchte mit meist nicht über 0,5 ccm Samen pro Pflanze. Auf eine zweite fertile Rasse gaben diese Kulturen somit keine Aussicht.

O. Lamarckiana × *gigas*. Diese Kreuzung verhielt sich genau so wie die reziproke, nur fehlte in ihr eine fertile Rasse. Bereits 1899 fand ich die Bastarde einförmig und der *O. gigas* sehr ähnlich[1]). Seitdem wiederholte ich die Kreuzung 1903, 1905, 1908, 1909 und 1910, meist auf zahlreichen Individuen. Ich erhielt 0,2—3 ccm Samen pro Pflanze, und daraus entweder nur einzelne, oder 50—100 und mehr Keimpflanzen. Viele von diesen haben geblüht; zehn wurden 1907—1909 und 14 im Sommer 1911 mit dem eigenen Staub befruchtet. Von diesen setzte die Hälfte keine, die andere Hälfte nur wenige Samen an. Aus den 1906 erhaltenen Samen erzog ich 1907 eine zweite Generation, in der aber nur drei Pflanzen keimten und blühten.

In ihren Merkmalen waren diese Bastarde sämtlich den reziproken durchaus gleich. Ich habe 1905 auch *O. laevifolia* mit *O. gigas* befruchtet und erhielt 75 Bastarde, welche den beschriebenen durchaus gleich, bei Selbstbefruchtung aber bis jetzt steril waren.

Die beiden reziproken Bastarde sind auffallend schöne großblumige und sehr reichlich blühende Pflanzen. Sie haben eine viel größere Neigung im ersten Jahre Stengel zu treiben und zu blühen, als die *O. gigas* unter gleichen äußeren Bedingungen. Sie erreichen dieselbe Höhe und öffnen im Sommer täglich meist 3—5 Blumen pro Stengel. Auch fangen sie verhältnismäßig früh zu blühen an und erhalten sich dann bis zum Oktober, und nicht selten bis zum November in voller Pracht.

Die oben zuerst beschriebene fertile Rasse von *O. gigas* × *Lamarckiana* habe ich 1910 zu Kreuzungen mit den beiden Eltern benutzt und die Samen 1911 gesät und weiter kultiviert. Es handelte sich um die Frage, ob diese subternären Bastarde wiederum zwischen ihren Eltern intermediär sein würden. Sie wurden zu diesem Zwecke dicht neben den großelterlichen Arten und dem binären Bastarde gepflanzt, und während der ganzen Entwickelungsperiode mit diesen genau verglichen. Ich habe die folgenden Kreuzungen gemacht:

Kreuzung	Bastarde intermediär zwischen:
A. *O.* (*gigas* × *Lam.*) × *gigas*	*O. gigas* × *Lam.* und *O. gigas*.
B. *O. gigas* × (*gigas* × *Lam.*)	

[1]) Die Mutationstheorie, Bd. II, S. 420. Damals kannte ich die Eigenschaften dieser Bastarde noch nicht.

Kreuzung	Bastarde intermediär zwischen:
C. *O. (gigas × Lam.) × Lam.*	*O. gigas × Lam.* und *O. Lam.*
D. *O. Lam. × (gigas × Lam.)*	

Von jeder dieser vier Gruppen erzog ich 60 große Rosetten und daraus 15 blühende Pflanzen. Es war auf den ersten Blick klar, daß sie nur zwei Typen darstellten. Mitte August, bei voller Blüte, waren die Unterschiede am deutlichsten. Die Pflanzen A und B waren 1,50 m hoch, ihre Blütenknospen dicker als beim binären Bastard, ihre Stengelblätter breiter und kürzer und der Stengel selbst dichter beblättert, die Blumen größer. Somit in allen Merkmalen intermediär zwischen dem elterlichen Bastard und der *O. gigas.* Die Gruppen C und D fingen etwas früher zu blühen an und waren dabei etwas höher, 1,70 m. Ihre Rispen waren lang und voller Früchte wie bei *Lamarckiana*, ihre Knospen etwas dicker und ihre Blumen etwas schöner als bei dieser Art. Sie sahen mehr als sehr stattliche, üppigere Exemplare der *Lamarckiana* aus und waren in diesen und den übrigen Hinsichten zwischen ihren beiden Eltern intermediär.

Wir dürfen hieraus folgern, daß die Merkmale der *O. gigas* in den verschiedenen Bastarden mit *O. Lamarckiana* zu $^1/_4$, $^1/_2$ oder $^3/_4$ ausgebildet sein können [1]. Auch in dieser Hinsicht steht die *Gigas* somit unter den bisherigen Mutanten der *Lamarckiana* ganz vereinzelt da.



Fig. 80.
Oenothera (lata × gigas) lata, Aug. 1906.

§ 4. Spaltende Bastarde

Wenn man *Oenothera gigas* mit anderen Mutanten verbindet, so können deren Merkmale denselben Spaltungsregeln folgen wie sonst, trotzdem die *Gigas*-Erbschaften sich gleichmäßig über alle Nachkommen der Kreuzung verteilen. Jede Eigenschaft folgt ihren eigenen Gesetzen, unabhängig von den anderen. Es gilt dieses sowohl, wenn Spaltungen in der ersten Generation auftreten, als wenn diese auf die zweite und die nachfolgenden Generationen beschränkt sind. Die erstgenannte Erscheinung zeigen die Kreuzungen mit *O. lata, O. nanella* und *O. oblonga*; hier verhält sich die *Gigas* in bezug auf diese Erbschaften wie die *O. Lamarckiana* selbst. Nach Kreuzung mit *O. rubrinervis* tritt Abspaltung erst in der zweiten Generation ein, in ähnlicher Weise wie bei der Verbindung der Rotnerven mit *O. Lamarckiana* (vergl. diesen Abschnitt Kap. III § 1 und Kap. IV § 2).

[1]) Die Untersuchung der Chromosomen dieser subternären Bastarde hat Miss ANNE M. LUTZ übernommen.

Ich werde jetzt die verschiedenen Fälle einzeln beschreiben[1]).

O. lata × *gigas*. Kreuzung 1905, Kulturen 1907 und 1908. Im Sommer 1907 erzog ich 133 Pflanzen, welche schon im Juli deutlich zwei Typen darboten. 68 Exemplare zeigten gleichzeitig die Merkmale beider Eltern, während die übrigen 65 keine Spur von *Lata*-Eigenschaften verrieten, sondern genau den Bastarden von *O. Lamarckiana* × *gigas* glichen. Das Verhältnis war somit 51—49 %, und stimmt mit dem für die Kreuzung *O. lata* × ***biennis*** gefundenen auffallend überein[2]). Nahezu alle *Lata-gigas*-Pflanzen gelangten im September zur Blüte, nebst einer gewissen Anzahl von Exemplaren des anderen Typus (45 *Lata-gigas* und 28 der anderen Form). Es zeigte sich hierin ein Übergewicht der meist einjährigen Mutter (*O. lata*) in dem einen und des meist zweijährigen Vaters (*O. gigas*) in dem anderen Fall. Die *Lata-gigas*-Pflanzen glichen auch in den sonstigen Merkmalen während ihrer ganzen Entwickelung mehr der Mutter als dem Vater, jedoch hatten sie kräftigere und dickere Stämme, mit steifen aufrechten Gipfeln und viel dickere Blütenknospen als die normale *O. lata*. Sie führten in vielen Blüten etwas guten Blütenstaub, während die *O. lata* selbst keinen Pollen hat. Die meisten Exemplare blühten zu spät, doch habe ich die Narben von drei Individuen mit vielen Sorgen mit dem eigenen Pollen belegt. Keimfähige Samen erhielt ich dabei aber nicht. Aus diesem Grunde habe ich dann die Kultur im nächsten Jahre wiederholt. Der Erfolg war derselbe und auch jetzt zeigten sich die *Lata*-Pflanzen trotz aller Vorsicht selbststeril. Die Bastarde des anderen Typus brachten eine geringe Ernte, welche aber zu klein war, um eine Aussicht auf den Nachweis ihrer Konstanz zu geben.

In diesem Versuche verhält sich *O. gigas* der *O. lata* gegenüber nicht wie eine Varietät von *O. Lamarckiana*, sondern wie eine gute und scharf getrennte Art. Es zeigte sich dies einerseits in der Spaltung in nahezu gleiche Hälften (vergl. die Tabelle für *O. lata* in Kap. V), zweitens in der besseren Ausbildung des Pollens (ähnlich wie bei *O. lata* × ***biennis***, *O. lata* × *Cockerelli* und *O. lata* × *Hookeri*) und in anderen Punkten.

O. nanella × *gigas*. Leider gelingen die Kreuzungen zwischen *O. gigas* und den Zwergen in beiden Richtungen sehr schwierig. Zumeist erhielt ich überhaupt keine keimfähigen Samen, oder doch so wenige, daß eine Spaltung unter den Keimlingen kaum erwartet werden durfte. Im Sommer 1911 befruchtete ich die drei kräftigsten *Nanella*-Pflanzen meiner damaligen Kultur mit dem Blütenstaub von *O. gigas* und erhielt aus ihren Samen nur 21 + 34 + 20 = 75 Keimlinge, von denen 1 + 2 + 1 = 4 Zwerge waren. Im ganzen somit 5 % und zwar für jede einzelne Kreuzung. Die Zwerge trugen gleichzeitig die *Gigas*-Eigenschaften, und sahen der durch Mutation aus *Gigas* entstandenen Zwergrasse weit ähnlicher als normalen Zwergen. Die hohen Exemplare waren ihrem Äußeren nach Bastarde von *Lamarckiana* und *Gigas*[3]). Ich befruchtete auch die kräftigeren Zwergrassen von *Nanella* × ***biennis*** und von *(Nanella* × ***biennis****)* × *nanella* (vergl. unten Kap. IV) mit dem Staub der *Gigas*. Nach den Regeln der Heterogamie müssen die Eigenschaften der *O.* ***biennis*** ausgeschaltet werden und die Kreuzung sich somit verhalten wie die binäre. Ich erhielt aus ersterer 86, und aus letzterer 69 Keimlinge, von denen je drei Zwerge waren, welche alle sechs im Sommer geblüht haben. Oder je 4 %, also nahezu ebensoviel, wie im binären Versuch. Auch war die Gestalt der Zwerge, sowie die der hohen Exemplare dieselben wie dort.

Die reziproke Kreuzung ist mir bis jetzt nicht in ausreichender Weise gelungen: ich erhielt nur ganz einzelne keimfähige Samen. Dagegen habe ich *O. gigas* im Sommer 1907 mit dem Staube eines Zwerges aus der zweiten Generation von *O. muricata* × *nanella* befruchtet (vergl. unten Kap. IV § 3). Dieser Blütenstaub enthält nach den Regeln der Heterogamie im wesentlichen nur noch die Erbschaften der *O. nanella* und kann somit für Kreuzungsversuche an deren Stelle benutzt werden. Ich erhielt 54 Keimlinge, welche im Juni 1908 zu kräftigen Rosetten heranwuchsen. Alle hatten die *Gigas*-Merk-

[1]) Vergl. die vorläufigen Beschreibungen in den Ber. d. d. bot. Ges. 1908, Bd. XXVI a, Heft 10, S. 754—762.

[2]) Vergl. diesen Abschnitt, Kap. V.

[3]) Ihre selbstbefruchteten Samen ergaben sich bei der Aussaat im Frühling 1913 als nahezu sämtlich steril. Ebenso bei der reziproken Kreuzung.

male, 47 waren Bastarde vom Typus *O. gigas* × *Lamarckiana* und 6 waren Zwerge, fast vom Typus der reinen *O. gigas nanella*, wie sie alljährlich durch Mutation aus *O. gigas* entstehen. Die Unterschiede waren auffallend deutlich. Prozentischer Gehalt an Zwergen 12, und somit in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der Kreuzungen zwischen *O. Lamarckiana* und *nanella*.

O. oblonga × *gigas*. Die Kreuzung 1910 gab nur 10 Pflanzen, von denen 4 die Merkmale beider Eltern in sich vereinigten, während die 6 übrigen der *O. Lamarckiana* × *gigas* gleich waren. Sie waren ebenso wenig fruchtbar wie sonst die *Gigas*-Bastarde. Aus 2 ccm Samen des letzteren Typus erhielt ich 1912 nur 23 Keimpflanzen, von denen die meisten das Bild der Mutter wiederholten, einige schmalblätterig waren, aber keine einzige die Merkmale beider Großeltern in sich vereinigte. Die Kreuzung selbst habe ich 1911 wiederholt, und zwar mit demselben Erfolg. Ich erhielt 44 Keimpflanzen, von denen ich 38 zu großen und kräftigen Rosetten heranzog. Einige fingen im Juli an Stengel zu treiben. Es hatten 29 Rosetten die gemischten Merkmale beider Eltern, während 9 den Typus *O. Lamarckiana* × *gigas* führten. Die ersteren zeichneten sich durch ein dunkles Laub mit breiten weißen Hauptnerven und runzeliger Scheibe aus, und drückten ihre Blätterspitzen im Bogen dem Boden an, während diejenigen des anderen Typus in schiefer Richtung aufwärts gerichtet waren. Es deutet dieses klar auf eine Vermischung der Merkmale der *O. oblonga* mit denen der *O. gigas* hin.

O. rubrinervis × *gigas*. Kreuzung 1903 und 1905. Aus der ersteren hatte ich im Sommer 1907 51 Exemplare und aus der zweiten in den Jahren 1906, 1907 und 1908 zusammen 185 Individuen, von denen einige blühten, andere zu spät ihren Stengel trieben und noch andere nur das Rosettenstadium erreichten. Alle hatten die Merkmale von *O. Lamarckiana* × *gigas*, ohne eine Spur von den Eigenschaften der *O. rubrinervis* zu zeigen. Im Sommer 1908 haben 32 Exemplare geblüht, von denen 4 nach Selbstbefruchtung eine geringe Ernte gaben (0,1—1,0 ccm). Ich säte die Samen 1911 und erzog daraus die zweite Generation, welche aber nur 16 Pflanzen umfaßte. Von diesen waren 10 *Rubrinervis* und die übrigen vom elterlichen Typus. Also 66 % *Rubrinervis*. Diese letzteren waren ebenso spröde wie gewöhnliche Rotnerven, hatten auch den Bau der Blüten und der Früchte dieser Form, wichen aber von ihr mehr oder weniger deutlich in der Richtung von *O. gigas* ab, wodurch sie anfangs für schmalblätterige *Gigas*-Pflanzen gehalten wurden. Auffallenderweise haben sie mit den äußeren Merkmalen der *O. rubrinervis* deren hohe Fertilität zurückerlangt, denn sie lieferten leicht 3—5 ccm Samen pro 10—12 Früchte, während es mir nicht gelang, vom anderen Typus nach Selbstbefruchtung Samen zu erlangen. Aus jenem Samen erzog ich 1912 eine dritte Generation, welche jetzt einförmig aus *O. rubrinervis* bestand. Es waren 270 Exemplare, von denen ich etwa 50 ihre Stengel ausbilden ließ. Sie waren in jeder Hinsicht *Rubrinervis*, ohne Spur von *Gigas*-Merkmalen. Die abgespaltene Rasse verhielt sich somit als konstant.

Die reziproke Kreuzung *O. gigas* × *rubrinervis* habe ich 1905 gemacht. Sie lieferte 1907 nur 17 Exemplare, von denen die meisten geblüht haben. Auch diese waren dem Bastarde *O. gigas* × *Lamarckiana* äußerlich völlig gleich. Sie waren aber nach Selbstbefruchtung steril, und habe ich eine zweite Generation bis jetzt nicht untersuchen können.

Aus den in diesem Paragraphen beschriebenen Versuchen folgere ich, daß die *Lata*-, *Nanella*- und *Oblonga*-Pangene sich in *O. gigas* in derselben Lage befinden wie in *O. Lamarckiana* und daß sie also bei der 1891 stattgefundenen Mutation unverändert in die neue Spezies übergegangen sind. Offenbar verhält es sich ähnlich mit dem Pangene der Faserfestigkeit; dieses muß in seiner labilen Lage aus *O. Lamarckiana* in *O. gigas* übergegangen sein, wenn es mir auch nicht gelang, in der ersten Generation der diesbezüglichen Bastarde zwei Typen zu unterscheiden, wie bei *O. Lamarckiana* × *rubrinervis* (vergleiche unten Kap. III, § 1).

In bezug auf die Sterilität, bzw. äußerst geringe Fertilität der Kreuzungen sowie der Bastarde verhält sich *O. gigas* nicht wie eine Varietät, sondern wie eine gute Art. Diese Tatsache lehrt, daß sie nicht durch Umlagerung bereits vorhandener Pangene, sondern durch die Bildung eines völlig neuen Erbschaftsträgers entstanden ist (vergl. den letzten Abschnitt).

C. Retrogressive Mutanten

Kapitel II
Oenothera brevistylis

§ 1. Gleichseitige oder MENDELsche Spaltung

In meiner Mutationstheorie (Bd. II, S. 429) habe ich dargetan, daß unter den Oenotheren nur die *O. brevistylis* den MENDELschen Spaltungsregeln folgt[1]), und versucht zu zeigen, daß diese Eigenschaft sich dabei in hohem Grade von den übrigen als unabhängig verhält. Ich wählte damals die *O. lata* als Mutter und beschrieb ihre Bastarde mit der *O. brevistylis* unter dem Namen der *O. Pohliana*. In dieser Rasse folgt die erstere Eigenschaft stets den Regeln, welche für die reine *O. lata* gelten, während die *Brevistylis*-Merkmale den MENDELschen Formeln gehorchen. Es gelang dadurch beide Eigenschaften in derselben Pflanze zu verbinden, und eine Form *O. lata brevistylis* zu erhalten, welche aber, wegen ihrer von beiden Eltern geerbten einseitigen Sterilität, beiderseits nahezu steril war.

Es schien mir die Mühe zu lohnen, Versuche zu machen um zu zeigen, daß die *O. brevistylis* sich den verschiedenartigsten Spaltungen gegenüber als unabhängig verhält, und dabei selbst stets nach derselben Regel spaltet. Man kann in dieser Weise die Kurzgriffligkeit auf die *Oen. hybr. laeta*, *velutina* usw. übertragen. Auf der anderen Seite schien es mir völlig zu genügen, diese Tatsache über jeden Zweifel zu erheben, ohne sie weiter in ihren Einzelheiten zu verfolgen, wie ich dieses a. a. O. mit der *O. Pohliana* vorgenommen hatte. Mit anderen Worten es reichte mir aus, in den betreffenden Fällen das Fehlen kurzgriffliger Exemplare in der ersten Generation zu beobachten, und in der zweiten ihre Prozentzahl zu ermitteln.

Bekanntlich unterscheidet sich die *O. brevistylis* von der *O. Lamarckiana* durch den kurzen Griffel und den nur teilweise unterständigen Fruchtknoten[2]). Die Griffel sind ungefähr

---

[1]) Die beiden dort als mögliche Ausnahmen offen gelassenen Fälle haben sich seitdem gleichfalls als andern Regeln folgend herausgestellt. Für *O. laevifolia* vergl. am Schluß dieses Paragraphen S. 190 und für *O. nanella* das IV. Kapitel dieses Abschnittes.

[2]) Für die Abbildungen verweise ich auf meine Mutationstheorie, Bd. II, S. 429—435, Fig. 80—85.

so lang wie die Kelchröhre und demzufolge liegen die Narben tief unter den Antheren im Schlund der Blüte. Der Fruchtknoten ist oberhalb der Einpflanzung der Kelchröhre in den Fuß des Griffels hinein verlängert. Mit diesen Eigenschaften gehen andere zusammen. Erstens eine blattartige unregelmäßige Entfaltung der Narben an der Stelle der vier normalen zylindrischen Arme. Zweitens der nahezu vollständige Mangel an Samenbildung und das Fehlen der Ausbildung der Fruchtknoten zu kräftigen Früchten. Drittens die Form der Blätter, deren mehr abgerundete Gipfel, welche die *O. brevistylis*-Pflanzen in den Kulturen schon lange vor dem Anfang der Blüte kenntlich zu machen pflegen. Es handelt sich hier offenbar um ähnliche Korrelationen, wie die, welchen wir bei den andersartig spaltenden Merkmalen in dieser Gruppe fast überall begegnen.

Die erste Frage war die, wie sich das *Brevistylis*-Merkmal den Zwillingsbastarden *Laeta* und *Velutina* gegenüber verhält. Die betreffenden ersten Generationen habe ich bereits im vorigen Abschnitt, Kapitel I, besprochen, und verweise ich für die Spaltungszahlen für diese beiden Typen auf die dort angeführten Tabellen (S. 121—122). Auch wurde dort in § 3 (S. 126—128) gezeigt, daß die weiteren Generationen sich in bezug auf diese Merkmale als konstant erweisen, wenigstens in allen den unten zu berücksichtigenden Fällen. Ich kann mich deshalb hier auf das *Brevistylis*-Merkmal beschränken, indem ich nur noch hervorhebe, daß diese Bastarde sich in allen anderen Hinsichten genau so verhalten wie die entsprechenden Verbindungen der reinen *O. Lamarckiana*.

Die erste Generation enthielt niemals kurzgriffflige Exemplare; für den Umfang der Kulturen verweise ich auf die oben zitierten Tabellen. Die betreffenden Kreuzungen sind alle 1905 gemacht worden; die zweite Generation wurde 1907 bzw. 1908 kultiviert, und in einigen Fällen 1909 wiederholt. Ich gebe jetzt für jeden einzelnen Versuch die Anzahl der während der Blüte geprüften Individuen, sowie den Prozentgehalt an kurzgriffligen Exemplaren.

Oen. brevistylis, Spaltung in der zweiten Generation

Kreuzung	Individ.	*brevistylis* %
	A. *Oen. hybr. laeta*	
O. biennis × *brst.*[1]	72	24
„ *muricata* × „	34	21
„ *Cockerelli* × „	103	17
	B. *Oen. hybr. velutina*	
O. biennis × *brst.*	11	27
„ *muricata* × „	57	30
„ *Hookeri* × „	36	17
„ *Cockerelli* × „	106	17
Im ganzen	419	22%

Ich habe die Blüten der *Laeta-brevistylis* und der *Velutina-brevistylis* jedesmal auf zahlreichen Exemplaren untersucht, und ihren Bau stets mit dem für die reine *O. brevistylis* beschriebenen übereinstimmend gefunden.

Von anderen Zwillingen habe ich nur die *Oen. hybr. laxa* geprüft und zwar in den bereits oben (Abschn. III, Kap. II) behandelten Versuchen. Die erste Generation war wiederum ohne kurzgrifflige Pflanzen; diese traten in der zweiten auf mit den Merkmalen des Großvaters und in der zu erwartenden Anzahl von etwa $^1/_4$ der Individuen. Kreuzugen 1905, Kulturen 1907—8.

Oen. brevistylis, Spaltung von *O. hybr. laxa* in der zweiten Generation

Kreuzung	Indiv.	*brevistylis* %
O. biennis Chicago × *brst.*	50	24
„ *cruciata* × „	46	26

Wenn man *O. brevistylis* mit anderen Mutanten der *O. Lamarckiana* kreuzt, so verhalten sich die Bastarde, abgesehen von der Kurzgriffligkeit, genau wie diejenigen

[1]) *Brst.* = *brevistylis*.

der reinen Art mit den betreffenden Mutanten, wie dieses in den nächsten Kapiteln dieses Abschnittes beschrieben werden wird. Das *Brevistylis*-Merkmal ist dabei in der ersten Generation stets völlig latent, diese dient somit ohne weiteres zur Bestätigung der mit der *Lamarckiana* erhaltenen Kreuzungsergebnisse. In der zweiten Generation tritt es zutage und zwar sowohl in den Exemplaren, welche zum großmütterlichen, als in denen, welche zum großväterlichen Typus zurückkehren. In dem ersteren Fall wird es somit mit den Eigenschaften des gewählten Mutanten verbunden. In dieser Weise erhielt ich kurzgrifflige Individuen von *O. nanella*, *O. subrobusta* und *O. laevifolia*. Ihre Merkmale stimmen in jeder Hinsicht mit denen der reinen Mutanten überein, nur daß die Blüten kurzgrifflig und die Früchte klein und samenarm sind usw. Sie bedürfen also einer speziellen Beschreibung nicht.

Da es sich für mich nur um die Herstellung dieser kurzgriffligen Rassen handelte, habe ich für die in der ersten Generation beobachteten *Lamarckiana*-Exemplare die Spaltungszahl ihrer Nachkommen nicht ermittelt. Für die Mutanten fand ich aber die jetzt folgenden Verhältnisse.

Oen. brevistylis, Spaltung nach Kreuzung mit Mutanten

Kreuzung	2. Generation	Individ.	*brevistylis* %
O. nanella × *brst.*	*Nanella*	25	22
„ *rubrinervis* × „	*Subrobusta*	65	22
„ *laevifolia* × „	*Laevifolia*	38	24

Die Kreuzungen fanden 1905, die Kulturen der zweiten Generation 1908 statt. Die *O. laevifolia* × *brevistylis* spaltete in der ersten Generation 1907 in *laevifolia* und *Lamarckiana* und zwar zu etwa gleichen Zahlen beider Typen; in der zweiten Generation erhielten sich diese konstant in bezug auf die Anwesenheit oder das Fehlen des *Laevifolia*-Merkmales, und spalteten sich nur in bezug auf die Kurzgriffligkeit.

Aus den erwähnten Versuchen geht hervor, daß durch Kreuzung von *O. brevistylis* mit anderen Arten oder mit Mutanten Rassen erhalten werden können, welche die Merkmale der beiden Großeltern verbinden, und daß dabei das Merkmal der Kurzgriffligkeit stets nach den Mendelschen Spaltungsregeln auf sie übergeht. Und solches sowohl für heterogame als auch für isogame Arten.

Kapitel III

Oenothera rubrinervis

Tafel XXI

§ 1. *Oenothera rubrinervis* und *Lamarckiana*

Das Hauptmerkmal der *Oenothera rubrinervis* liegt in der Sprödigkeit ihrer Stengel. Diese brechen bei Stößen leicht quer durch, ohne zerrissene Faserbündel zu zeigen[1]). Die Ursache dieser Erscheinung liegt in der mangelhaften Ausbildung der Holz- und Bastfasern, welche verhältnismäßig schwache und dünne Wände haben. Die Blattstiele und z. T. auch die Blätter selbst leiden an demselben Übel. Wohl infolge dieser mangelhaften Bildung sind die Stengel meist mehr oder weniger buchtig, wie man dieses auch auf unserer Tafel XXI sehen kann, und dieselbe Buchtigkeit in den Blattstielen und den Mittelnerven der Wurzelblätter dient in bequemer Weise zur Unterscheidung und zum Auszählen der Rosetten in ziemlich früher Jugend. Dadurch wird es möglich, für

[1]) Die Mutations-Theorie I, S. 237. Vergl. dort die Abbildungen.

gewisse Zwecke die Zählungen über Tausende von Individuen auszudehnen[1]).

Vermutlich hängt auch die Neigung, Anthocyan anzuhäufen, mit derselben Ursache zusammen. Dieser Farbstoff fehlt zwar der *Lamarckiana* nicht, und ist in ihr sogar bisweilen ziemlich stark ausgebildet, doch übertrifft die *O. rubrinervis* sie in dieser Hinsicht und bei gleichen Kulturbedingungen sehr stark. Namentlich tragen die Kelchzipfel und die jungen Früchte breite dunkelrote Streifen (Tafel XXI), aber auch die Stengel und das Laub zeigen die rotbraune Färbung deutlich. Endlich haben die Petalen ein dunkleres Gelb, was wohl der Beimischung des roten Farbstoffes zuzuschreiben ist[2]). In bezug auf die sonstigen Merkmale, welche z. T. wohl nur korrelativ mit der Sprödigkeit verbunden sind, verweise ich auf meine oben zitierte Beschreibung.

Bereits 1897 war mir aufgefallen, daß die durch Mutation aus *O. Lamarckiana* entstandenen *Rubrinervis*-Pflanzen unter sich gewisse Unterschiede zeigen, und dabei zwei Typen aufweisen. Die eine Gruppe hatte eine auffallende, die andere nur eine geringe Sprödigkeit in den verschiedenen Organen. Es konnte die letztere als eine Zwischenform zwischen der echten *Rubrinervis* und der *Lamarckiana* betrachtet werden. Ich habe diesem Umstande damals keine weitere Bedeutung zugemessen, und in meiner Mutations-Theorie beide Formen zusammen *O. rubrinervis* genannt. Erst im Jahre 1908 stellte sich heraus, daß beide

[1]) Honing hat eine Übereinstimmung in der anatomischen Struktur des Holzkörpers und in einigen anderen Eigenschaften zwischen *Oen. rubrinervis* und den durch *O. biennis* und *O. muricata* hervorgerufenen Formen von *O. hybrida velutina* nachgewiesen: J. A. Honing, Die Doppelnatur der *Oenothera Lamarckiana*. *Zeitschr. für indukt. Abst. u. Vererbungslehre*, Bd. 4, S. 227—278. Unter Doppelnatur wird in diesem Aufsatze wohl nur das oben beschriebene Vermögen gemeint, bei Kreuzungen Zwillingsbastarde hervorzubringen. Verfasser schließt aus seinen anatomischen Befunden auf eine Identität von *O. rubrinervis* uud *Velutina*, doch hat bereits Tischler nachgewiesen, daß diese „wohl nur eine scheinbare" ist. Vergl. G. Tischler in einem Sammelreferat über die neueren Arbeiten über *Oenothera*. *Zeitschr. f. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. V.* 1911, S. 326. Übrigens ist die durch *O. Hookeri* hervorgerufene *Velutina* der *Hookeri* und nicht der *Rubrinervis* äußerlich fast gleich (Tafel XIV), und verhält sich — und nur darauf kommt es tatsächlich an — *O. rubrinervis* bei Kreuzungen durchaus anders als die sämtlichen *Velutina*-Formen, wie aus meinen Versuchen wohl klar hervorgeht. Auch die Übereinstimmung zwischen *O. hybrida laeta* und *O. Lamarckiana* ist nur eine oberflächliche. Eine anatomische Vergleichung der *Velutina* mit den Bastarden vom *Conica*-Typus (S. 82—83) wäre wertvoller gewesen. Lehrreich sind namentlich die Fälle, in denen nach einer Spaltung in *Laeta* und *Velutina*, die *Laeta* Exemplare von *Rubrinervis* abspaltet. Diese sind dann der entsprechenden *Velutina* nicht etwa gleich, sondern von ihr durchaus verschieden (vergl. unten).

[2]) Gates, welcher der *O. rubrinervis* sehr ausführliche Studien gewidmet hat, erhielt dabei aus ihr eine neue, konstante Form, welche er *O. rubricalyx* nennt, und welche in vielen ihrer Organe eine viel größere Produktion des roten Anthocyans aufweist, als die Mutterform. Sie ist dadurch scharf von dieser getrennt; Zwischenstufen gibt es nicht. Siehe R. R. Gates, Studies on the Variability and Heritability of Pigmentation in *Oenothera*. *Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererb., 1911, Bd. IV, S. 370.* Wie *O. rubrinervis* gibt auch diese neue Mutante mit *O. Lamarckiana* eine zweiförmige erste Generation.

Formen auch bei Kreuzungen auftreten können, und sich hier in verschiedener Weise verhalten. Es wurde dadurch erforderlich, sie mit verschiedenen Namen zu belegen. Die spröde Form, welche ich bei meinen früheren Versuchen, namentlich für Kreuzungen, ausschließlich benutzt hatte, mußte deshalb den Namen *O. rubrinervis* behalten. Dem weniger spröden Typus habe ich dagegen den Namen *O. subrobusta* gegeben. Diese Zwischenform ist auch aus anderen Mutanten entstanden;



Fig. 81
Oenothera rubrinervis.

sie spaltet nach Selbstbefruchtung die reine *O. rubrinervis* ab (vergl. Abschn. V, Kap. II § 5 über volle und halbe Mutanten). So brachte z. B. eine 1905 aus *O. lata* entstandene *O. subrobusta* nach Selbstbefruchtung etwa 20% *O. rubrinervis* hervor. Leider habe ich für die älteren aus *Lamarckiana* entstandenen *Subrobusta*-Mutanten diese Zahl damals nicht ermittelt, und sind sie seitdem aus ihr, wohl wegen des beschränkten Umfanges meiner diesbezüglichen Kulturen, bis jetzt noch nicht wieder aufgetreten. Den Namen *Subrobusta* werde ich aber später,

bei der Behandlung der Kreuzungen von *O. rubrinervis* mit der Mutterart und deren übrigen Mutanten für die dabei entstehenden, diesen Typus tragenden Bastarde benutzen[1]).

Aus der oben gegebenen Schilderung läßt sich ableiten, daß die *O. rubrinervis* (d. h. also die spröde Form) durch Verlust bezw. Latenz eines Merkmales aus der *O. Lamarckiana* entstanden ist. Es deutet dieses darauf hin, daß dieses Merkmal in ihr durch einen inaktiven Träger vertreten ist. Wir nehmen an, daß dieses Pangen in der *O. Lamarckiana* die Festigkeit der Holz- und Bastfasern und die damit zusammenhängenden Eigenschaften bedingt. Wir können dieses auch so ausdrücken, daß wir sagen, daß dieses Pangen das Fehlen der *Rubrinervis*-Merkmale bedingt. Oder auch: es vertritt das Gegenteil vom *Rubrinervis*-Typus; nur wo es inaktiv ist, kann dieser Typus sich zeigen. Es ist somit ein Festigkeits-Pangen, das wir auch, der Bequemlichkeit halber, mit diesem Namen bezeichnen wollen.

Unsere erste Frage, in bezug auf den Zustand dieses Pangens, erfordert für ihre Beantwortung Kreuzungen zwischen der Art und ihrem Derivate. Die früher in dieser Richtung ausgeführten Versuche gaben ziemlich ungenaue Ergebnisse[2]), stellten aber die Tatsache fest, daß bei diesen Kreuzungen sowohl Kinder mit dem väterlichen, als solche mit dem mütterlichen Typus — und keine andere — entstehen. Bei unserer jetzigen Betrachtungsweise genügt dieses, um zu schließen, daß das Festigkeits-Pangen in einem der beiden Eltern inaktiv, in dem anderen aber labil ist, und in Verbindung mit unserer morphologischen Besprechung dürfen wir ferner annehmen, daß es somit in der *Rubrinervis* inaktiv und in der *Lamarckiana* labil ist. Die Bastard-Typen sind aber nicht beide den elterlichen Arten durchaus gleich. Im Gegenteil, während der eine sich von der *Lamarckiana* nicht merklich unterscheidet, ist der andere nicht die spröde Form selbst, sondern die oben als *Subrobusta* beschriebene.

Es lag mir besonders daran, festzustellen, in welchem Verhältnisse die beiden Typen auftreten und welche äußere Einflüsse in diese eingreifen können. Ich habe deshalb in den Jahren 1903 und 1905 eine größere Reihe von Kreuzungen gemacht, in denen ich die Blüten teils einfach im unteren Teile der Rispe, teils außerdem etwa einen Monat später auf ihrem Gipfel und endlich auch auf Seitenzweigen befruchtete. Diese Zählungen gaben aber alle Prozentzahlen, welche nicht wesentlich vom allgemeinen Mittel abwichen, und die langen Tabellen sollen somit hier nicht vorgeführt werden. Die Samen wurden 1905 und 1907 in Schüsseln ausgesät und die jungen Pflanzen, sobald sie ihre Merkmale unzweifelhaft zeigten, in diesen abgezählt. Die Samenträger waren teilweise im Freien, teilweise unter einem hohen gläsernen Dache kultiviert worden, aber auch dieser sehr wesentliche Unterschied in der Kultur gab keine zuverlässigen Differenzen in den Prozentzahlen. Die Kreuzungen fanden, mit Ausnahme der dritten Gruppe, 1905 statt.

---

[1]) Vergl. namentlich die Kreuzungen mit *O. lata*, *O. nanella* und *O. scintillans* in den folgenden Kapiteln. Die theoretische Auffassung des Unterschiedes zwischen *O. subrobusta* und *O. rubrinervis* werde ich erst später behandeln (Abschn. V, Kap. II. § 5).

[2]) Die Mutations-Theorie II, S. 418. Es waren vier Versuche, welche 19, 24, 68 und 74 % *Rubrinervis*-Pflanzen (*O. subrobusta*) in den Aussaaten ergaben.

Oen. rubrinervis und *O. Lamarckiana*
Zusammensetzung der ersten, zweiförmigen Generation.

Kultur.	Samenträger.	Individuen.	% *Subrobusta.*
	A. *O. Lam.* × *O. rubrinervis.*		
Unter Glas	5	2840	54
frei, 1907	8	1346	65
frei, 1905	8	2244	59
Zusammen	21	6430	59 %.
	B. *O. rubrinervis* × *O. Lam.*		
Unter Glas	10	1751	44
frei	10	1473	49
bedeckt und frei . .	2	415	56
Zusammen	22	3639	50 %.

Die beiden zuletzt angeführten Samenträger waren in etwas abweichender Weise behandelt und werden deshalb getrennt aufgeführt.

Die erhaltenen Zahlen zeigen, daß die beiden Bastardtypen bei diesen Kreuzungen in annähernd gleichen Verhältnissen auftreten. Die Abweichungen in den achtzig Einzelzählungen lagen mit wenigen Ausnahmen zwischen 40 und 60 %, die größeren Abweichungen fügten sich den Wahrscheinlichkeitsregeln.

Genau so verhält es sich, wenn man *O. rubrinervis* mit dem Blütenstaub anderer Mutanten befruchtet. Ich erhielt dabei die folgenden Zahlen:

	Indiv.	% *Subrobusta.*
O. rubrinervis × *brevistylis*	373	44—50
„ „ × *laevifolia*	340	56—60
„ „ × *nanella*	223	40

Die Prozentzahlen beziehen sich auf die Zählungen der Keimlinge von fünf einzelnen Samenträgern, welche sämtlich 1905 befruchtet worden waren.

Größere Abweichungen erhielt ich bei den reziproken Kreuzungen, aber diese wurden aus äußeren Gründen in kleinerem Umfange ausgeführt, so z. B.

	Indiv.	% *Subrobusta.*
O. laevifolia × *rubrinervis*	60	80
O. nanella × *rubrinervis*	105	27.

Von den beiden aus diesen Kreuzungen hervorgehenden Bastardtypen erwies sich in den folgenden Generationen der erstere als konstant. Ich führte die Selbstbefruchtungen in der ersten Generation 1906 aus und wiederholte sie zum Teil in der zweiten im nächstfolgenden Jahre. Der Umfang der ausgezählten Kulturen war für *O. Lamarckiana* × *rubrinervis* 73 Exemplare in der zweiten und 69 in der dritten Generation, und für die reziproke Verbindung 71 in der zweiten. Die *subrobusta*-Pflanzen spalten in der zweiten und den späteren Generationen normale *O. rubrinervis* ab, doch habe ich die Verhältniszahlen aus äußeren Gründen noch nicht ermittelt[1]).

Es möge hier ein Versuch über die Kreuzung von *O. rubrinervis* mit dem Pollen von *O. biennis* angeführt werden. Ich machte sie 1905 und 1911, erzog die erste Generation 1907 in 60 und 1912 in 182 Exemplaren, welche sämtlich den Typus des oben beschriebenen Bastardes *O. Lamarckiana* × *biennis* führten (Abschn. III, Kap. IV, § 1, S. 156—159). Ebenso verhielt sich die zweite Generation, welche ich 1909 in 60 Exemplaren erzog, von denen 15 geblüht haben. Unterschiede von dem erwähnten Typus ergaben sich dabei nicht.

[1]) Vergl. hierüber die Kreuzungen von *O. rubrinervis* mit *O. lata* und *O. nanella*.

§ 2. *Laeta*-Spaltung mit Abspaltung von *rubrinervis*

In dem vorhergehenden Paragraphen haben wir gesehen, daß *Oenothera rubrinervis* als unter Verlust der Festigkeit der Holz- und Bastfasern aus der *Lamarckiana* entstanden betrachtet werden muß. Dieses deutet darauf hin, daß das betreffende Pangen in ihr im inaktiven Zustande vorhanden ist. Um diese Folgerung aber experimentell zu beweisen, müssen wir uns die Frage vorlegen, ob diese Mutante mit anderen Arten Bastarde geben wird, in deren erster Generation das Merkmal latent ist, in deren zweiter es aber in einem Teile der Nachkommen wiederum sichtbar werden wird.

Glücklicherweise gibt es solche Arten und bringen gerade die zu meinen Kulturen auch sonst so vielfach benutzten Formen den fraglichen Beweis. Namentlich gilt dieses von den *Laeta*-spaltenden und von den *Laxa*-spaltenden Arten, und aus äußeren Gründen werde ich meine Untersuchung auf diese beiden Gruppen beschränken. Sie lehren erstens, daß die *Rubrinervis* in genau derselben Weise wie die *Lamarckiana* von älteren Arten in *Laeta* und *Velutina* und gleichfalls in *Laxa* und *Densa* gespalten wird und zweitens, daß die *Laeta* in der zweiten und den folgenden Generationen *Rubrinervis*-Exemplare hervorbringen kann. Die *Velutina*-Bastarde verhalten sich aber anders, und spalten sich nach Selbstbefruchtung nicht.

Nach dieser Auseinandersetzung komme ich zur Beschreibung meiner einzelnen Versuche.

Oenothera rubrinervis × *O. biennis Chicago*. Wie wir im vorigen Abschnitt Kap. II § 2 S. 124 gesehen haben, wird die *O. Lamarckiana* vom Blütenstaub der *biennis Chicago* gespalten, und zwar in etwa 20 % *Laeta* und 80 % *Velutina*. Diese beiden Zwillinge sind dann in den folgenden Generationen konstant. Im Sommer 1908 befruchtete ich Exemplare meiner damaligen einjährigen Kultur von *O. rubrinervis* mit dem Blütenstaub der aus Chicago mitgebrachten Rasse. Ich erzog etwa fünfzig Pflanzen, beobachtete die Spaltung schon beim Auspflanzen, behielt aber nur 15 Exemplare bis zur Blüte bei. Es waren 8 *Laeta* und 7 *Velutina*, welche in allen Merkmalen mit denen der gleichzeitig kultivierten Zwillinge aus *O. Lamarckiana* × *O. biennis Chicago* übereinstimmten. Aus rein selbstbefruchteten Exemplaren dieser Kultur erzog ich 1911 die zweite Generation. Aus der *Velutina* erhielt ich 70 Pflanzen, welche sich schon Anfang Juni als einförmig zeigten und von denen ich 45 bis zur Blüte und zur Fruchtreife erzog. Dabei blieb die Kultur einförmig und den Eltern gleich. Auch aus der *Laeta* erzog ich 70 Pflanzen, welche bis zum Juni und Juli einförmig die *Laeta*-Merkmale des entsprechenden *Lamarckiana*-Zwillinges trugen, dann aber anfingen eine Spaltung zu zeigen.

Die Unterschiede zwischen der *Laeta* und der *Velutina* sind wohl am auffallendsten in den jungen, sich noch kaum zur Blüte anschickenden Stengeln. Betrachtet man die Beete von oben, wenn die Stengel etwa ein halbes Meter an Höhe erreichen (Fig. 82, 83), so fallen die *Laeta* durch breite, die *Velutina* durch schmale Blätter sofort auf. Die ersteren gleichen in hohem Grade den *Laeta*-Pflanzen aus anderen Kreuzungen; die *Velutina* bilden aber einen eigenen, leicht kenntlichen Typus mit längeren und schmäleren, stark rinnig gebogenen, grauhaarig filzigen Blättern. Vergleicht man die beiden Figuren mit den oben für *O. Lamarckiana* × *biennis Chicago* gegebenen (Fig. 53, S. 123), so fällt die Übereinstimmung sofort auf, nur waren die Unterschiede dort etwas weniger scharf ausgeprägt.

Die Differenzen erhalten sich im späteren Leben; die *Laeta* bleiben breitblättrig, ihre Blätter grasgrün, breit und flach, die ganze Pflanze dementsprechend hoch und stark. Die *Velutina* bleiben schwächer, auffallend grauhaarig, meist sehr stark verzweigt, aber weniger hoch aufstrebend als der andere Zwilling. Die Blütenknospen der *Laeta* sind dünn, jene der *Velutina* etwas dicker und mehr konisch.

Im August zeigte sich in der *Laeta*-Gruppe eine deutliche Zweiförmigkeit. Es waren 7 schwächere zwischen 18 kräftigeren Pflanzen. Die ersteren (also etwa 28 %) stellten sich bald als *Rubrinervis laeta* heraus, während die übrigen den reinen *Laeta*-Typus behielten. Die ersteren hatten dünnere, weniger steife Stengel, erreichten etwa $^2/_3$ der Höhe der anderen, hatten keine Seitenzweige, tiefrinnige Bracteen und die eigen-



Fig. 82

Oenothera (rubrinervis × *biennis Chicago) laeta.* Gipfel eines jungen Stengels im Juli; von oben gesehen, 1911.

tümlichen gedrängten Gipfel der Blütenrispe der *O. rubrinervis*. Ihre Unterschiede von den *Laeta* desselben Beetes waren auffallend, aber nicht groß, dagegen stimmten sie mit den neben ihnen stehenden, bald zu beschreibenden *Rubrinervis*-Exemplaren aus der *O. Cockerelli laeta* so völlig überein, daß kein Zweifel über ihre Natur übrig bleiben konnte (vergl. Fig. 85).

Im Sommer 1909 habe ich dann die Kreuzung wiederholt, die Samen aber erst 1912 ausgesät. Als die Stengel 50—60 cm hoch waren und die Merkmale am deutlichsten zeigten, wurden sie ausgezählt. Es waren von zwei Müttern 59 und 57 Pflanzen mit 39 und 44 % *Laeta* und 61 und 56 % *Velutina*. Also im Mittel etwa 42 % *Laeta* und

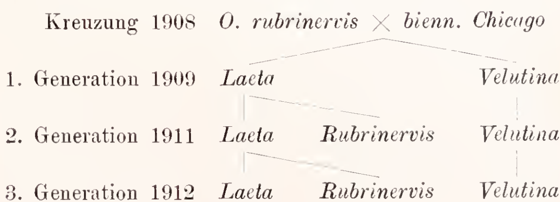
58 % *Velutina.* Auch wiederholte ich die zweite Generation der *Velutina* aus Samen einer zweiten 1909 befruchteten Mutter aus der ersten Generation, und hatte 70 Pflanzen von 20—40 cm Höhe, welche ausnahmslos *Velutina* waren. In 1911 befruchtete ich zwei Individuen der zweiten *Velutina*-Generation und erhielt aus ihnen 1912 je 70 Kinder, welche wiederum einförmig *Velutina* waren, und die dritte Generation darstellten.

Gleichfalls befruchtete ich 1911 zwei Pflanzen der *Laeta* aus der zweiten Generation mit ihrem eigenen Pollen, um zu erfahren, ob die Spaltung sich wiederholen würde. Solches war für beide Samenträger der Fall, und zwar in demselben Zahlenverhältnisse wie in der vorhergehenden Generation. Ich erzog für jede Mutter 70 Kinder; von diesen hatten 31 % bezw. 33 % die Merkmale der *Rubrinervis*, wie sie oben angegeben wurden.



Fig. 83
Oenothera (rubrinervis × *biennis Chicago) velutina.* Gipfel eines jungen Stengels, am selben Tage aufgenommen wie Fig. 82.

Wir haben somit den folgenden Stammbaum:



Nichtspaltende *Laeta*-Pflanzen wurden nicht gefunden; dazu war wohl die Zahl der auf ihre Nachkommen geprüften drei Exemplare eine zu geringe. Ich habe deshalb auf einem Umwege untersucht, ob die Festigkeits-Pangene in der *Laeta* in beiden Geschlechtern sich in einem spaltbaren Zustande befinden würden, und dazu die *Laeta* mit der *Velutina* gekreuzt, und zwar in beiden reziproken Verbindungen. Aus den 1911 gemachten Kreuzungen hatte ich 1912 je 69 Kinder. Die Zusammenstellung dieser beiden Gruppen war:



Fig. 84

Oenothera rubrinervis × *biennis Chicago:* Rechts *Laeta*, links *Velutina*. *Laeta* stark, mit breiten flachen Bracteen; *Velutina* schwächer mit schmalen rinnigen Bracteen. Aus denselben Kulturen wie Fig. 82 u. 83, Aug. 1911.

O. rubrinervis × *bien. Chicago.*

	Laeta	*Velutina*	*Rubrinervis*
Laeta × *Velutina* gab	14 %	49 %	37 %
Velutina × *Laeta* gab	37 %	29 %	34 %

Somit ist die *Laeta* beiderseits spaltbar, und da sie auch bei Selbstbefruchtung spaltet, kann sie die Festigkeits-Pangene nicht beiderseits im labilen Zustand enthalten. Ich folgere daraus, daß sie sie in Bastardverbindung enthält, und daß sich die *Laeta* hier in den Hauptzügen in analoger Weise spaltet wie die Bastarde aus Mendelschen Kreuzungen.

Oenothera Cockerelli × *rubrinervis*. Kreuzung 1908. Erste Generation 1909, mit 54 Pflanzen im Juni und 15 blühenden Exemplaren, von denen 10 *Laeta* und 5 *Velutina* waren. Aus rein befruchteten Exemplaren dieser Kultur erhielt ich 1911 zwei Beete, Die *Velutina* waren einförmig, dem entsprechenden *Lamarckiana*-Zwilling durchaus gleich, aber mit tieferem Grün und kräftigerem Wuchs. Im Juli waren die Merkmale an den 70 Exemplaren durchaus unzweifelhaft; nur 25 von ihnen ließ ich zur Blüte gelangen. *Rubrinervis*-Pflanzen gab es unter ihnen nicht. Die *Laeta*-Gruppe war bis in den Juli in 152 Pflanzen einförmig, breitblätterig, wenig behaart und fing dann an, die *Rubrinervis laeta* erkennen zu lassen. Diese waren 44 Exempl. oder 29 %, alle übrigen reine *Laeta* mit kräftigen steifen Stengeln und breiten, flachen, grasgrünen Blättern. Ich pflanzte sämtliche *Rubrinervis laeta* aus; sie bestätigten im August und September ihren Typus. Etwa die Hälfte blieben Rosetten von Wurzelblättern, die übrigen blühten, meist bis in den Oktober, zum Teil bis November (Fig. 85). Die Wurzelblätter waren buchtig, schmal und spröde und von blasserem Grün; die Stengel waren gleichfalls in der für *O. rubrinervis* charakteristischen Weise hin und her gebogen, sehr spröde und erreichten nur etwa 1 Meter an Höhe. Bracteen und Früchte genau wie bei *O. rubrinervis*, aber die Blüten unter dem Einflusse der sehr kleinblütigen *O. Cockerelli* klein (Fig. 85). Abgesehen von diesen Blüten wären die Pflanzen leicht mit der reinen *O. rubrinervis* zu verwechseln gewesen, während sie von der *Velutina* fast in jeder Hinsicht verschieden waren.



Fig. 85

Oenothera Cockerelli × *rubrinervis*. Eine in der zweiten Generation aus der *Laeta* abgespaltene *Rubrinervis*-Pflanze, Sept. 1911. Blätter und Früchte wie bei *O. rubrinervis*, aber die Blüten klein.

Aus Samen anderer Exemplare der ersten Generation (1909) wiederholte ich die Kulturen 1912 und erhielt dasselbe Ergebnis. Es waren 79 *Laeta*-Pflanzen mit 51 % *Rubrinervis*, während die *Velutina* sich in gleichvielen Exemplaren wiederum als konstant erwies.

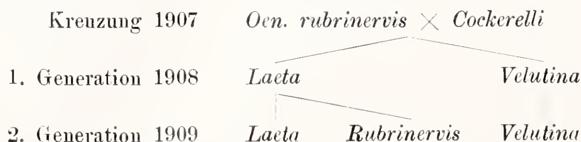
Die dritte Generation erzog ich aus den selbstbefruchteten Samen der drei Formen von 1911. Von der *Laeta* hatte ich zwei Exemplare befruchtet; beide wiederholten in ihren Nachkommen die frühere Spaltung. Es waren 77 Individuen mit 38 % und 60 mit 48 % *Rubrinervis*. Die abgespaltenen *Rubrinervis* von 1911, sowie die *Velutina* desselben Jahres waren in ihren Kindern einförmig und konstant. Ich prüfte von den ersteren 58 + 34 Exemplare aus zwei Müttern, und von den letzteren 84 Kinder von einer Mutter. Wir haben somit den folgenden Stammbaum:

Kreuzung 1908	*O. Cockerelli* × *rubrinervis*			
1. Generation 1909	*Laeta*			*Velutina*
2. Generation 1911	*Laeta*	*Rubrinervis*		*Velutina*
3. Generation 1912	*Laeta*	*Rubrinervis*	*Rubrinervis*	*Velutina*

Nicht spaltende *Laeta* wurden nicht gefunden, wohl aus demselben Grunde wie S. 198. Vergl. unten.

Oenothera rubrinervis × *Cockerelli.* Die reziproke Kreuzung ergab dasselbe Ergebnis, wie auf Grund der isogamen Eigenschaften beider Eltern zu erwarten war. Aus einer 1907 gemachten Kreuzung erzog ich die erste Generation in 1908. Sie umfaßte 22 *Laeta*, 23 *Velutina* und keine *Rubrinervis*-Pflanzen. Also gehörte auf 45 Individuen etwa die Hälfte je einem der beiden Typen an, wie bereits S. 118 erwähnt wurde. Beide Typen glichen den oben beschriebenen reziproken Zwillingen durchaus. Aus ihnen hatte ich 1909 und 1912 die zweite Generation. Die *Velutina* waren in 63 und 60 Exemplaren durchaus einförmig; die *Laeta* (53 und 59 Pflanzen) alle *Laeta*, aber mit 3 und 20 *Rubrinervis laeta*-Pflanzen. Diese letzteren waren schwach und unverzweigt, ihre Blätter stärker abwärts gebogen als in den reziproken *Rubrinervis*-Pflanzen (Fig. 85), diesen sonst gleich, mit völlig spröden Stengeln.

Der Stammbaum ist somit:



Die Erwartung des gleichen Verhaltens beider reziproken Kreuzungen auf Grund der Isogamie der Eltern führte mich dazu, in dem letzterwähnten Versuch auch die *Laeta* und *Velutina* miteinander zu kreuzen. Benutzt man zu einer solchen Verbindung die heterogamen *Muricata*-Zwillinge, so erhält man aus *Laeta* × *velutina* beide Typen, aus der reziproken Kreuzung aber nur die aktive Form (S. 142). In dieser Beziehung verhält sich die *O. Cockerelli* aber umgekehrt, wie wir ähnliches bei der Besprechung ihrer Bastarde mit *O. nanella* sehen werden. Dazu kommt eine sehr starke Assoziation des *Rubrinervis*-Typus mit der *Laeta*, welche gleichfalls im Falle der *O. nanella* sich wiederholt. Ich erzog aus den 1908 gemachten Kreuzungen im Sommer 1909 in jeder der beiden Kulturen 63 Pflanzen bis zur Entfaltung ihrer Merkmale und davon 15 bzw. 30 bis zur Blüte. Ich erhielt:

O. rubrinervis × *Cockerelli*

Laeta × *velutina*	5 % *Laeta*,	95 % *Rubrinervis*
Velutina × *laeta*	63 % *Velutina*,	37 % *Rubrinervis*

D. h. wo man *Laeta* erwarten sollte, traten ausschließlich oder doch vorwiegend *Rubrinervis*-Pflanzen auf, mit allen den oben beschriebenen Folgen ihrer spröden Fasern.

Abgesehen von dieser Frage lehren die Versuche, daß die *Laeta* beiderseits *Rubrinervis* abspalten kann, und sich in dieser Beziehung genau so verhält wie die *Laeta* aus *O. rubrinervis* × *biennis Chicago*. Die oben, S. 198, abgeleiteten Folgerungen behalten somit auch hier ihre Gültigkeit.

O. rubrinervis × *Hookeri*, sowie die reziproke Kreuzung gaben mir bis jetzt ausschließlich *Velutina* und keine *Laeta*, obgleich ich die Kreuzungen in mehreren Jahren und unter verschiedenen Bedingungen wiederholt habe. In dem erstgenannten Versuch sind die Pflanzen großenteils gelblich, in dem reziproken aber alle grün. Ich habe 1909 eine *O. (rubrinervis* × *Hookeri) velutina*, nebst zwei aus der reziproken Kreuzung rein mit dem eigenen Staub befruchtet. Sie gaben mir 1912 auf 65, 60 und 60 Pflanzen 9—5 und 3 % *Rubrinervis*, welche im Juli an den spröden, hin und hergebogenen Stengeln sowie am Laub und im August an den blühenden Trauben leicht kenntlich waren. Dieses ganze Verhalten bedarf aber noch einer eingehenderen Untersuchung, namentlich weil die *Velutina*-Exemplare, von denen im Sommer 1912 zusammen 134 in voller Blüte und mit zahlreichen blühenden Seitenzweigen untersucht wurden, in ihrem Laube und namentlich in dem Grade der Behaarung nicht unbedeutende Unterschiede aufwiesen.

Wenn die *Laeta*-Spaltung von *O. rubrinervis* durch *O. biennis* oder *O. muricata* bewirkt wird, so unterbleibt, wenigstens in meinen bisherigen Versuchen, das spätere Auftreten von *Rubrinervis*-Pflanzen gänzlich. Es verhält sich die *Laeta* dabei wie die

Velutina in den obigen Versuchen; beide sind in den nachfolgenden Generationen konstant. Nur durch Kreuzung der beiden Zwillinge unter sich gelang es mir, die *Rubrinervis*-Merkmale wieder ans Licht zu bringen; sie waren in ihnen, und wohl in beiden, nur in latentem Zustande vorhanden. Diese Latenz deutet vermutlich auch hier auf eine Assoziation hin, doch komme ich darauf unten zurück.

Oenothera biennis × *rubrinervis*. Die Übereinstimmung der Ergebnisse dieser Kreuzung mit der entsprechenden Verbindung von *O. biennis* mit *O. Lamarckiana* wurde bereits oben (Abschn. III, Kap. II, S. 122 u. 126) besprochen. Die erste Generation enthielt etwa gleichviele Exemplare von beiden Typen; die Konstanz der *Laeta* wurde in vier,



Fig. 86
Oenothera biennis × *rubrinervis*, *laeta* (rechts) und *velutina* (links). *Laeta* mit breiten und flachen, *Velutina* mit schmalen rinnig zusammengebogenen Blättern. Oben die Blüten und Knospen der *Laeta*. Sept. 1905.

diejenige der *Velutina* in drei Generationen geprüft. Ein Auftreten von *Rubrinervis*-Pflanzen fand dabei nicht statt.

Oenothera muricata × *rubrinervis*. Diese Kreuzung gelingt schwieriger als die soeben besprochene und gibt oft nur wenige keimfähige Samen. Ich machte sie 1903 und hatte in der ersten Generation (1905) nur fünf blühende Pflanzen, vier *Laeta* und eine *Velutina*. Von beiden Typen erzog ich 1907 die zweite Generation mit 39 bzw. 42 Pflanzen, von denen 14 bzw. 32 geblüht haben. Beide Gruppen waren einförmig und ihren Eltern gleich. Aus den Samen der *Laeta* hatte ich 1908 eine dritte, gleichfalls

einförmige Generation mit 45 Exemplaren, von denen 18 geblüht haben. In der Tracht und den sonstigen Merkmalen waren diese Zwillinge denen der *O. muricata* × *Lamarckiana* gleich (Fig. 47 und 48 auf S. 120—121).

Um zu erfahren, ob in diesen Zwillingen die Fähigkeit, wiederum *Rubrinervis* abzuspalten, durchaus verschwunden oder nur in hohem Grade geschwächt oder sonst untätig gemacht worden ist, habe ich sie in der ersteren Gruppe miteinander gekrenzt. Ich ging dabei von der folgenden Betrachtung aus. Kreuzt man *Oen. (bienn.* × *Lamarckiana) velutina* mit der eigenen *Laeta*, so erhält man nur *Laeta*-Pflanzen (S. 143). Solches war also auch hier zu erwarten. Aus der reziproken Verbindung müßte man beide Typen zu gleichen Teilen auftreten sehen, und solches war für die *Muricata*-Zwillinge auch tatsächlich der Fall (S. 142), doch wichen die Zwillinge der *Biennis* sehr stark ab, indem sie 96 % *Laeta* und nur 4 % *Velutina* gaben. Es ließ sich also auch hier eine Abweichung vorhersehen, und diese war tatsächlich noch bedeutender, indem die 4 % auf Null reduziert wurden. Mit dieser Einschränkung bestätigten die Versuche meine Erwartung, ergaben dann aber eine völlige Assoziation der Merkmale der *Laeta* und der *Rubrinervis*, indem in beiden Kreuzungen nur die letztere Form auftrat.

O. biennis × *rubrinervis*. Kreuzung von *Laeta* mit *Velutina*. Kreuzungen 1907

	1. Generation 1908 Indiv.	2. Generation 1909 Indiv.
Velutina × *Laeta*	40 (35 blüh.)	63 (30 blüh.)
Laeta × *Velutina*	40 (30 blüh.)	57 (27 blüh.)

Alle diese Pflanzen waren *Rubrinervis* und zwar mit auffallend starker Ausbildung der betreffenden Charaktere. Schon in der ersten Generation, Ende Mai, fiel dieses in den Aussaatschüsseln auf; die Wurzelblätter waren schmal, blaßfarbig, rinnig und im Stiel und Mittelnerven stark buchtig und spröde. Das Auspflanzen fand spät statt (Ende Juni) und nach sehr starker Stickstoffdüngung; dadurch wurden dann auch die Stengel auffallend buchtig und spröde. Abweichende Individuen fand ich nicht, und dieselben Erscheinungen wiederholten sich in der zweiten Generation.

Die Frage nach der Assoziation der Merkmale wird voraussichtlich durch ein eingehendes Studium der bei Kreuzungen von der Regel abweichenden Verhältnisse wesentlich gefordert werden können. Ich habe sie bei den in diesem Buche beschriebenen Untersuchungen stets nur nebensächlich berührt, da ihr Studium mich sonst zu weit von meiner Aufgabe entfernt hätte. Nach einigen Vorversuchen scheint es mir aber, daß gerade die komplizierteren Kreuzungen von *O. rubrinervis*, wie die soeben erwähnten, besonders zu solchen Zwecken geeignet sind, und möchte ich deshalb hier die Aufmerksamkeit darauf lenken. Hervorheben will ich nur, daß, wenn man z. B. in der Formel *O. Lamarckiana* × *biennis* die erstere Art durch *O. rubrinervis* ersetzt, dieses auf das Ergebnis der Kreuzung keinen sichtbaren Einfluß hat, daß somit in *O. rubrinervis* × *biennis* die Eigenschaften der Mutterart latent werden, und in den folgenden Generationen latent bleiben. Oder mit anderen Worten, durch die Kreuzung mit dem Pollen von *O. biennis* werden die inaktiven Eigenschaften der *O. rubrinervis* wieder aktiv, die Sprödigkeit weicht der Festigkeit.

§ 3. *Laxa*-Spaltung mit Abspaltung von *Rubrinervis*

Ähnlich, wie die *Laeta*-Spaltung, wenn sie durch *O. rubrinervis* bewirkt wird, verläuft auch die entsprechende Spaltung in *Laxa* und *Densa*. Beide Hybriden bringen dabei aber in der zweiten und in den folgenden Generationen wiederum *Rubrinervis*-Pflanzen hervor, welche sich, soweit untersucht, nachher rein fortpflanzen können.

Oenothera biennis Chicago × *rubrinervis* krenzte ich 1905. Von der ersten Generation (1907) kultivierte ich nur die *Laxa*-Pflanzen, welche in größerer Zahl blühten und durchaus dem entsprechenden Zwilling aus der *O. Lamarckiana* glichen. Für die Ermittelung des prozentischen Gehaltes an *Densa*-Exemplaren wiederholte ich die Aussaat 1911

und zählte im Juni bei 30—40 cm Höhe der Stengel 21 *Laxa* und 4 *Densa*, also etwa 16 %. Von den Samen von 1907 hatte ich 1908 die zweite Generation, welche 43 blühende Pflanzen lieferte, von denen 29 *Laxa* und 14 (oder 39 %) *Rubrinervis* waren. Der Unterschied zeigte sich bereits im Juni, als die Stengel emporwuchsen, prägte sich dann allmählich deutlicher aus, indem die *Rubrinervis*-Merkmale immer schärfer zum Vorschein traten. Die *Rubrinervis*-Pflanzen waren schwach, ihre Stengel stark buchtig, sehr spröde, vielfach rot angelaufen. Ihre Blätter tiefrinnig und auch sonst gekrümmt, die Blüten dunkelgelb, schüsselförmig und mit runzeligen Petalen, meist groß (Fig. 87), die Knospen konisch und dick. In allen diesen Hinsichten glichen sie der normalen *Rubrinervis*, jedoch waren sie sämtlich viel schwächer.



Fig. 87
Oenothera biennis Chicago × *rubrinervis*. Ein Nachkomme der in der zweiten Generation aus der *Laxa* aufgetretenen *Rubrinervis*-Pflanzen, Sept. 1909.

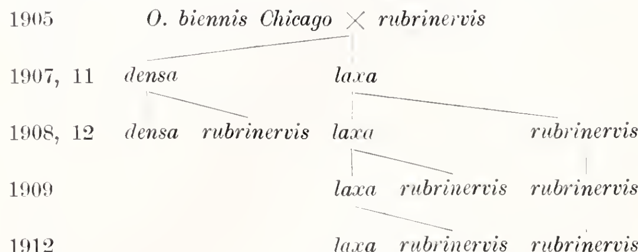
Aus ihren Samen entstanden 1909 nur *Rubrinervis*-Exemplare. Ich kultivierte 78 Individuen bis zur Feststellung des spröden Typus und 27 bis zur Blüten- und Fruchtbildung. Sie waren durchaus einförmig, ihren Eltern gleich und sehr spröde (Fig. 87).

Aus dem Samen der *Laxa*-Pflanzen der zweiten Generation wiederholte sich 1909 die Spaltung. Ich erhielt 13 *Rubrinervis* und 49 *Laxa*, zusammen 62 Pflanzen mit 21 % *Rubrinervis*; beide Typen fügten sich den bereits gegebenen Beschreibungen.

Auch die *Densa* spaltete *Rubrinervis* ab, und zwar in 22 unter 66 Pflanzen. Diese Rotnerven waren denen aus der *Laxa* durchaus gleich, von der Keimung bis zur

Fruchtbildung und namentlich genau so spröde wie die *O. rubrinervis* von reiner Abstammung.

Zusammenfassend haben wir also den nachstehenden Stammbaum:



Die oben zum Teil bereits besprochenen Verhältniszahlen sind die folgenden:

	Ernte	Kultur	Anzahl der Indiv.	*Densa* %	*Laxa* %	*Atra* %	*Rubrinervis* %
O. bienn. Chic. × *rubrinervis*	1905	1911	25	16	84	0	0
„ „ „ × „ [1]	1911	1912	134	48	54	0	0
Laxa 1. Generation	1907	1908	43	0	61	— [2]	39
„ 1. „ [1] . . .	1911	1912	85	0	73	15	12
„ 2. „	1908	1909	54	0	96	— [2]	4
„ 2. „	1908	1909	62	0	79	— [2]	21
„ 3. „	1909	1912	63	0	62	24	14
Densa 1. „ [1] . . .	1911	1912	116	66	0	0	34
Rubrinervis 1. Generation . .	1908	1909	78	0	0	0	100
„ 2. „ . .	1909	1912	63	0	0	0	100

Kreuzt man die *Densa* mit der *Laxa* aus diesem Versuch, so erhält man, wie zu erwarten, wieder zum Teil *Rubrinervis*-Pflanzen. Dasselbe ist der Fall, wenn man die *Laxa* mit rassenreiner *O. rubrinervis* kreuzt. Ich machte die Versuche 1911 und 1909 und erhielt 1912 während der Blüte im August die folgenden Zahlen:

Kreuzung der Bastarde von *O. biennis Chicago* × *rubrinervis*

Kreuzung	Anzahl der Individ.	*Rubrinervis* %	Andere %
Laxa × *densa*	66	66	34 *Densa*
Densa × *laxa*	60	16	74 *Laxa*
Laxa × *O. rubrinervis* . .	58	21	79 „
O. rubrinervis × *laxa*	67	97	30 „

Die *Rubrinervis*-Pflanzen aus diesen Versuchen waren zumeist sehr kräftig, äußerst spröde und von demselben Bau wie der normale *O. rubrinervis*. Die meisten von ihnen haben geblüht.

Oenothera cruciata × *rubrinervis*. Kreuzung 1908, erste Generation 1909. Diese umfaßte im Juni 54 Pflanzen, von denen zwei *Densa* und die übrigen *Laxa* waren. Im Sommer 1911 wiederholte ich die Kreuzung auf zwei Individuen von *O. cruciata* und erhielt 117 Pflanzen (1912), von denen 8 *Densa* und die übrigen *Laxa* waren. Von beiden Formen hatten die meisten Pflanzen herzförmige Petalen (einige aber linealische oder verbreitert linealische). Von der *Laxa* kultivierte ich 1912 auch eine zweite Generation, welche sich in *Laxa* und *Atra* spaltete. Auf 70 Pflanzen sah ich etwa 5 *Atra*, doch ließ sich die Grenze nicht genau feststellen. Die meisten Pflanzen hatten

[1]) Diese drei Versuche sind je mit zwei Müttern angestellt, deren Nachkommen annähernd dieselbe Spaltung zeigten.

[2]) In diesen drei Versuchen (1908/09) wurden die *Atra* mit den *Laxa* zusammengezählt.

herzförmige Petalen, doch gab es auch eine nicht unbedeutende Zahl mit linealischen oder halblinealischen Blumenblättern. *Rubrinervis*-Exemplare wurden nicht abgespalten; im übrigen verhielt sich der Versuch wie der analoge mit *O. biennis Chicago*.

Fassen wir nun die Ergebnisse dieses ganzen Kapitels zusammen, so finden wir:

1. Das Festigkeitspangen bedingt im aktiven sowie im labilen Zustand die Festigkeit der Holz- und Bastfasern, im inaktiven ihre Sprödigkeit.

2. Das Festigkeitspangen ist in *O. rubrinervis* selbst inaktiv, aber in *O. Lamarckiana* labil. Gleichfalls ist es labil in *O. brevistylis*, *O. laevifolia* und *O. nanella* (S. 214).

3. Das Festigkeitspangen ist in den älteren Arten wie *O. biennis Chicago* und *O. Cockerelli* und wohl auch in den übrigen aktiv. Es bedingt wohl auch hier die Festigkeit der Fasern.

4. In *O. rubrinervis* ist das *Laeta*-Pangen aus der Mutterart *O. Lamarckiana* unverändert übergetreten, labil geblieben. Dasselbe gilt von dem *Laxa*-Pangen.

Kapitel IV

Oenothera nanella

§ 1. Das *Alta*-Pangen in *Oenothera nanella*

Die Zwerge wurden in meiner Mutations-Theorie (Bd. I, S. 255 bis 268 und Bd. II, S. 406—418) ausführlich beschrieben. Sie traten auch seitdem alljährlich in etwa 1% der Keimlinge aus reinen Samen der *O. Lamarckiana* auf, und stets mit denselben Merkmalen. Diese führten mich schon damals dazu, sie als eine Verlust-Varietät zu betrachten (*Oen. Lamarckiana nanella*, a. a. O. I, S. 255). Es muß bei ihrer Entstehung ein Faktor, der mit anderen die hohe Statur der *O. Lamarckiana* bedingt, verloren gehen. Oder wie wir jetzt sagen können, das betreffende Pangen muß dabei in den inaktiven Zustand übertreten. Ich werde diesen Träger der Statureigenschaft mit dem Namen *Alta*-Pangen belegen, da es bei den sehr zahlreichen Kreuzungen, welche ich mit Zwergen ausgeführt habe, nur zu leicht zu Verwirrungen führen würde, wenn man es *Nanella*-Pangen nennen wollte[1]). Dort, wo es unwirksam ist, bedingt es die Zwergstatur.

Daß dieses *Alta*-Pangen in den Zwergen inaktiv ist, wird bald aus so vielen Kreuzungen hervorgehen, daß ich es hier einfach als feststehend betrachten werde.

Aus unserem Prinzipe der labilen Pangene geht nun, in Verbindung mit den in meiner Mutations-Theorie bereits gegebenen Zahlen, unmittelbar hervor, daß das fragliche Pangen in der *Oen. Lamarckiana*

---

[1]) Vielleicht wäre es zweckmäßig, die Pangene stets nur nach den Eigenschaften zu benennen, welche sie im tätigen Zustande bedingen.



Fig. 88
Oenothera nanella, Sept. 1911. Links ein Beet von *O. Lamarckiana*, im Hintergrunde Bastarde zwischen dieser und *O. biennis Chicago*[1]).

[1]) Die Zwerge sind auf diesem Beete reich verzweigt; einige bildeten aber nur Rosetten von Wurzelblättern. Die übrigen blühten zumeist bereits während eines Monats. Einige Pflanzen (Samenträger) sind mit Zinkringen umgeben, um sie gegen kriechendes Ungeziefer, namentlich gegen Erdraupen (*Agrotis segetum*) zu schützen. An anderen sind kastrierte Blüten in kleinen Pergaminbeuteln für Kreuzungen eingehüllt. Das ganze Beet ist von einem mit Zink bekleideten Holzrahmen umgeben. Breite des Beetes 1,20 m.

selbst im labilen Zustande verkehrt. Denn aus den beiden reziproken Kreuzungen zwischen der hohen Form und den Zwergen entstehen stets beide Typen. A. a. O. S. 408—409 wurden die Ergebnisse von zwei Gruppen von 39 bezw. 47 Kreuzungen angeführt; die Erbzahlen lagen zwischen 1 und 48% *Nanella*, mit einem Mittel von 17 bezw. 24%. Bei späteren Versuchen wiederholte sich die Erscheinung; so fand ich z. B. für 4 in 1907 gemachte Befruchtungen 17, 19, 31 und 34% Zwerge unter 109, 189, 227 und 246 Individuen. Auch wenn *O. lata*



Fig. 89
Oenothera nanella, eine einzelne Pflanze von dem in Fig. 88 abgebildeten Beete, aber bereits im August photographiert, 1911. Bei × die unterste Frucht.

oder *O. scintillans* mit *Nanella* befruchtet wurden, erhielt ich ähnliche Zahlen (a. a. O. S. 410).

Ebenso aus den reziproken Verbindungen, in denen die Prozentzahlen sich aber häufiger der sonst üblichen Ziffer von 50% nähern. Für *O. nanella* × *Lamarckiana* fand ich 7—29%, für *O. nanella* × *brevistylis* 31—50% (a. a. O. S. 411) und aus einer später, in 1905, gemachten Kreuzung 62% (unter nur 40 Exemplaren). In demselben Jahre befruchtete ich zwei Zwerge mit *Oen. laevifolia* und erhielt 45 und 51% Zwergnachkommen (unter 55 bezw. 33 Pflanzen).

Aus diesen und den sonst gefundenen Zahlen folgere ich, daß das *Alta*-Pangen in den Zwergen beiderseits inaktiv, in der *Lamarckiana* selbst aber auf beiden Seiten labil ist.

In den Exemplaren von beiden Typen, welche aus diesen Kreuzungen hervorgehen, befinden sich die Pangene anscheinend in demselben Zustande, wie in den ihnen äußerlich gleichen Eltern[1]). Ich folgere dieses aus mehreren Versuchen, namentlich aus den Ergebnissen einer 1898 gemachten Kreuzung zwischen *O. Lamarckiana* und dem Pollen von *O. nanella*. Aus den Samen erhielt ich 387 Pflanzen, von denen



Fig. 90

Oenothera nanella, mit gesunden Stengelblättern und kranken Brakteen. Aug. 1911.

29% Zwerge waren (1901). Von ihnen erzog ich 20 Zwerge und 20 hohe Exemplare zur Blüte und befruchtete die ersteren rein mit den letzteren, die letzteren selbst aber mit dem Staub der Zwerge. Die Samen von vier Zwergen und drei hohen Pflanzen wurden 1902 ausgesät und gaben für N × L : 63, 70, 70 und 77%, für L × N aber 27, 30 und 33% Zwerge. Es wurden im ganzen 360 bezw. 212 Pflanzen

[1]) Vergl. hierüber den letzten Abschnitt, Kap. II, § 5 über volle und halbe Mutanten.

ausgezählt. Im nächstfolgenden Jahre wiederholte ich die Zählung an den Keimlingen anderer Exemplare von 1901 und fand für N × L 66 % und für L × N 30 % Zwerge (auf 50 bezw. 58 Individuen). Also ähnliche Zahlen. Es fällt auf, daß auch hier die Verbindung N × L mehr Zwerge gibt als die reziproke.

Blicken wir jetzt auf die mitgeteilten Ergebnisse zurück, so sehen wir, daß sich die *Nanella* in den Kreuzungen mit *O. Lamarckiana* genau so verhält wie die *O. rubrinervis*[1]). Beide sind Verlust-Varietäten und enthalten das charakteristische Pangen im inaktiven Zustande. In der *O. Lamarckiana* sind dieselben Pangene tätig, aber labil. Die Kreuzung inaktiv × labil erzeugt zwei Typen, welche für die beiden reziproken Verbindungen dieselben sind, und im großen und ganzen wohl in

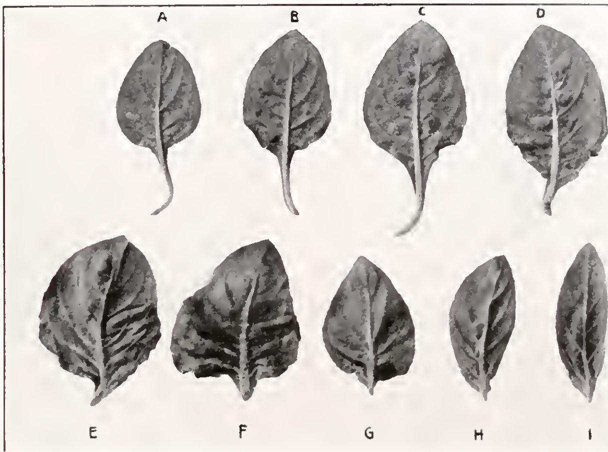


Fig. 91
Oenothera nanella, typische Blätter einer krankhaften Rosette, in der natürlichen Reihenfolge nebeneinander gelegt. Anfang Juni 1911. Nr. 1 gesund, Nr. 6 am stärksten erkrankt, Nr. 9 gesund, aber nur halbwegs erwachsen.

gleichen Verhältnissen auftreten. Sie sind bei der *O. nanella* äußerlich und innerlich den beiden Eltern der Kreuzungen gleich.

Diese Übereinstimmung zwischen *O. rubrinervis* und *O. nanella* wird sich in den nächstfolgenden Paragraphen noch vielfach bestätigen. Ich betone sie namentlich gegenüber einer anderen Gruppe (*O. lata* und *O. scintillans*), in der die inneren Verhältnisse gerade umgekehrt liegen.

Außer der geringen Höhe habe ich in meiner Beschreibung der Zwerge (Mutations-Theorie Bd. I und II) noch eine ganze Reihe von Merkmalen angegeben, in denen teils die Blätter, teils die Blüten vom Typus der *O. Lamarckiana* abwichen (a. a. O. Fig. 78, 79, 80, S. 257 bis 267). Durch eine anatomische Untersuchung des Herrn Dr. Zeylstra

[1]) Diese Folgerung würde eine der *O. subrobusta* ähnliche Zwischenform erwarten lassen, doch habe ich diese bis jetzt noch nicht unterscheiden können.

hat sich herausgestellt, daß diese Abweichungen Folgen einer Krankheit sind, welche von innerhalb der Zellen der Gewebe lebenden Bakterien verursacht wird[1]). Wir dürfen somit alle diese Erscheinungen als Äußerungen einer großen Empfindlichkeit für die betreffenden Krankheitserreger betrachten. Damit reduzieren sich die Eigenschaften der Zwerge auf ihre Statur und auf diese Empfindlichkeit; die Statur selbst aber wird von der Krankheit weder bedingt noch beeinflußt.

Seitdem LIEBIG 1863 zuerst darauf hingewiesen hat, weiß man, daß in zahlreichen Fällen die Empfindlichkeit für Krankheiten durch Stickstoffdünger erhöht, durch Phosphate aber vermindert wird. Für



Fig. 92
Oenothera nanella. Nahezu gesunde Rosette von Wurzelblättern. Juni 1911.



Fig. 93
Oenothera nanella. Stark erkrankte Rosette von Wurzelblättern. Juni 1911.

diejenigen Bakterien, welche frei im Ackerboden leben, aber gelegentlich als Krankheitserreger auftreten können, hat LAURENT diese Verhältnisse in einer bahnbrechenden Untersuchung klargelegt[2]). Auf Grund dieser Ergebnisse habe ich dann versucht, meine Zwerge möglichst gesund zu

[1]) H. H. ZEYLSTRA, Over de oorzaak der dimorphie by *Oenothera nanella*, Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, 1910, S. 732 und *Oenothera nanella*, eine krankhafte Pflanzenart, Biol. Centralblatt, Bd. XXXI, Nr. 5, 1911, S. 129—138. Mit Unrecht haben einige Autoren aus diesen Abhandlungen abgeleitet, daß die Zwerge nur krankhafte Individuen der *O. Lamarckiana* seien. Vergl. TISCHLERS Sammelreferat in Zeitschr. f. Abst. u. Vererb. V, 1911, S. 327.

[2]) E. LAURENT, Recherches expérimentales sur les maladies des plantes, Ann. Instit. Pasteur, Dec. 1898.

machen. Dabei stößt man auf die Schwierigkeit, daß Stickstoffdünger einer der wesentlichsten Faktoren der Einjährigkeit bei den Oenotheren ist, während Mangel an Stickstoff die Zwerge sowohl als die hohen



Fig. 94
Oenothera nanella. Eine gesunde Rosette von Wurzelblättern von oben gesehen, Juni 1911.



Fig. 95
Oenothera nanella. Eine kranke Rosette von Wurzelblättern von oben gesehen, Juni 1911.

Typen veranlaßt, zweijährig zu werden. Meine Aufgabe war somit, die Pflanzen möglichst gesund, aber dennoch einjährig zu kultivieren. Es ist mir dieses, wie die beigegebenen Photographien zeigen, in ausreichendem Maße gelungen, namentlich durch die Anwendung sehr starker Beimischungen von Kalkphosphat.

Die gesunden Blätter der Zwerge sind langelliptisch, mit verschmälertem Fuß und mehr oder weniger deutlich gestielt. So z. B. in Fig. 89 und in der unteren Stengelhälfte von Fig. 90. Die kranken Blätter und Brakteen dagegen sind stark verkürzt und am Grunde verbreitert, oft nahezu den Stengel umfassend (Fig. 90. obere Hälfte). Im kranken Gewebe sind die auch sonst bei der *O. Lamarckiana* nicht fehlenden Buckeln viel zahlreicher und für die Gestalt geradezu maßgebend geworden (Fig. 91).

In den Keimpflanzen pflegen die ersten Blätter, mit Ausnahme der allerersten, gesund und langgestielt zu sein (Fahnenblätter, a. a. O. I, S. 258), Ein solches Blatt habe ich in Fig. 91a dargestellt. Dann folgen allmählich Blätter mit kürzerem Stiele und breiterem Grunde, welche die Merkmale der Krankheit immer deutlicher ausprägen (Fig. 91 b—f). Ist die Pflanze nicht zu stark ergriffen und gelingt es ihr, ihren Stengel emporzutreiben, so nehmen die Erscheinungen jetzt ab, die Stengelblätter werden in höherem oder geringerem Grade gesund. Dasselbe gilt von den Brakteen der Infloreszenz, aber nur zu oft erkrankt die eine oder die andere von ihnen und erschlafft mitten zwischen den sonstigen gesunden Organen.

Die gefährlichste Periode ist diejenige des Rosettenalters, wenn die Wurzeln noch kurz sind und aus der stark gedüngten oberen Krume des Beetes ihre Nahrung schöpfen.

Ist der Boden stickstoffarm, so folgen auf wenige krankhafte Blätter bald schmale, langgestielte gesunde Organe (Fig. 92). Ist der Boden dagegen reich an animalischer Düngung, so werden die Blätter bald am Grunde so breit, daß sie einander umfassen (Fig. 93). Ihre zahlreichen Buckel erschweren dabei das Übereinandergleiten, und es entsteht ein becherartiger Komplex, der die inneren Teile einhüllt. Diese werden dadurch an ihrer Ausdehnung gehindert, die Luft zwischen ihnen bleibt feucht und die kurzen Stiele der kranken Blätter faulen durch. Das Herz der Rosette stirbt dann ab und entweder sprossen die Achselknospen der tieferen Blätter hervor oder die ganze Pflanze fällt dem Tode anheim. Durch vorsichtiges Aufreißen der Klemme gelang es mir bisweilen, die Endknospe solcher Individuen noch zu retten und zur Stengelbildung zu bringen.

Den Blüten der gesunden Zwerge fehlen die früher für die kranken Exemplare angegebenen Eigentümlichkeiten, auch die Früchte werden normal, dazu zahlreich und reich an Samen. Aber Individuen ohne jede Spur der Krankheit sind selten. Gesunde und kranke Exemplare erreichen dieselbe Höhe (Fig. 88).

Im Sommer 1912 umfaßten meine Kulturen etwa 150 blühende Pflanzen, welche nahezu sämtlich durchaus gesund und sehr kräftig waren. Alle waren von derselben Höhe, im August bei voller Blüte 50 cm erreichend.

§ 2. *Oenothera rubrinervis* × *nanella*

Im zweiten Bande meiner Mutations-Theorie (S. 451) habe ich den Stammbaum von *Oenothera rubrinervis* × *nanella* ausführlich behandelt, da er mir den ersten Beweis einer Bastardspaltung in der zweiten Generation auf dem Gebiete der Mutationskreuzungen lieferte. Ich brachte dieses damit in Verbindung, daß aus *O. rubrinervis* auch in umfangreichen, mehrfach wiederholten Aussaaten niemals *O. nanella* durch Mutation entstanden war (a. a. O., S. 457). Das diesbezügliche Mutationsvermögen mußte also bei der Entstehung der *O. rubrinervis* erloschen oder doch bis zur Unkenntlichkeit herabgesetzt worden sein, und es durfte diese Veränderung als ein Austritt aus der Mutations-Periode für diese neue Art in bezug auf das Zwergmerkmal aufgefaßt werden (a. a. O., S. 457—461).

Das Prinzip der labilen Pangene habe ich damals nur ganz kurz angedeutet, und eigentlich nur für diesen Fall mit den Ergebnissen der Experimente in direkte Verbindung gebracht (a. a. O., S. 696). Ich betrachtete die labile Lage einerseits als eine Bedingung der Mutabilität der betreffenden Eigenschaft, andererseits als die Ursache der Mutationskreuzungen. Der Übergang aus dem labilen in einen stabilen Zustand mußte deshalb sowohl das Aufhören der Mutabilität als auch das Fehlen von Spaltungen in der ersten Bastardgeneration verursachen.

Bei der Kreuzung von *Oen. rubrinervis* mit *O. nanella* stehen zwei Paare ontogenetischer Eigenschaften einander gegenüber. Erstens die Festigkeits-Pangene; sie sind in den Rotnerven inaktiv, wie wir gesehen haben (Kap. III dieses Abschnittes), und bedingen dadurch die Sprödigkeit der Stengel und die übrigen damit zusammenhängenden Eigenschaften. Die Zwerge haben dieselbe Festigkeit wie die *O. Lamarckiana*; wir werden alsbald sehen, daß sie die betreffenden Pangene in derselben Lage enthalten wie die Mutterart. Das zweite Paar bilden die *Alta*-Pangene; sie bedingen in *O. rubrinervis* die hohe Statur, in den Zwergen aber die niedrige.

In dem angeführten Stammbaum sind zwei Sorten von *Rubrinervis* unter den Abkömmlingen der Kreuzung erwähnt, solche, welche in ihrer Nachkommenschaft konstant bleiben und solche, welche sich nachher spalten. Die demnächst zu beschreibende, 1905 angefangene Wiederholung dieses Versuches ergab dieselben beiden Typen, lehrte aber, daß sie äußerlich voneinander unterschieden und in den Kulturen kenntlich sind. Dabei stimmten sie mit den bereits oben besprochenen beiden Typen, welche unter den als *Rubrinervis* beschriebenen Mutanten vorkommen, überein[1]). Aus diesem Grunde werde ich sie mit denselben

[1]) Vergl. oben S. 192.

Namen belegen und die sich nicht spaltende Form als *Rubrinervis*, die andere aber als *Subrobusta* behandeln.

Unter Anwendung dieser neuen Nomenklatur lehrt der angeführte Stammbaum:

1. In der ersten Generation traten *Lamarckiana* und *Subrobusta* auf, genau so wie bei der Kreuzung zwischen *O. rubrinervis* und *O. Lamarckiana*, und annähernd in demselben Verhältnis. Im Mittel aus 15 Kreuzungen (1899—1893) fand ich 42% *Lamarckiana* und 58% *Subrobusta* (gegen 50—59% *Subrobusta* aus den Kreuzungen mit der Mutterart, vergl. oben S. 194).

2. Zwerge fehlten in der ersten Generation, treten aber in der zweiten aus den *Subrobusta*-Samen hervor, nicht aber aus denen der *Lamarckiana*- und der *Rubrinervis*-Pflanzen[1]). Die ersteren spalteten sich dabei nach den Mendelschen Gesetzen, wenn auch mit etwas abweichenden Zahlenverhältnissen.

3. In der dritten Generation spaltete sich die *Subrobusta* wiederum in derselben Weise, während die *Lamarckiana, Rubrinervis* und *Rubrinervis nanella* konstant blieben.

Nach den im vorigen Abschnitt auseinandergesetzten Prinzipien und Definitionen müssen wir hieraus folgern, daß die Festigkeitspangene in *O. rubrinervis* inaktiv, aber in *O. nanella* labil sind. Ferner, daß die *Alta*-Pangene in *O. rubrinervis* aktiv und in den Zwergen inaktiv sind. Denn nur so lassen sich die vorgeführten Spaltungserscheinungen erklären. Im experimentellen Teil dieses Paragraphen werde ich die erforderlichen Versuche anführen, um die Richtigkeit dieser Schlußfolgerungen zu beweisen.

Vorher will ich aber die Unterschiede zwischen den als *Rubrinervis* und *Subrobusta* bezeichneten Abkömmlingen der 1905 gemachten Kreuzungen angeben. Bereits als junge Rosetten sind sie deutlich kenntlich, namentlich bei einer Länge der Blätter von 10—15 cm. Bei *Rubrinervis* sind dann die Blattstiele und Hauptnerven mehr oder weniger und oft sehr stark seitlich gebogen, bei *Subrobusta* aber gerade. Die Scheibe ist bei der ersteren Form, namentlich am Grunde, buchtig und runzlich, bei der letzteren flach. Die ersteren sind weniger gleichmäßig grün gefärbt als die letzteren, bleiben gewöhnlich auch kleiner und schmächtiger. Von der *Lamarckiana* unterscheidet sich die *Subrobusta* namentlich durch schmalere und mehr graufilzig behaarte Blätter.

Im späteren Leben sind die Stengel der *Rubrinervis* sehr spröde, wie bei der Art *O. rubrinervis* selbst, während die Stengel der *Subrobusta* nur wenig schwächer sind als bei der *O. Lamarckiana*. Erstere sind oft buchtig, letztere steif. Die *Rubrinervis*-Pflanzen aus Kreuzungen bleiben meist schwach und verzweigen sich nicht oder wenig; während die *Subrobusta* bedeutend höher und kräftiger werden. Die Blütenknospen und Blüten der erstgenannten gleichen denen der Art *O. rubrinervis*, namentlich in den schüsselförmig geöffneten Petalen, während sie bei der zweiten Form sich mehr denen der *O. Lamarckiana* nähern und die für diese charakteristische viereckig-trichterförmige Gestalt besitzen.

Die bei diesen Spaltungen entstehenden Zwerge vereinigen in sich die Merkmale beider Großeltern und sind somit als *Oenothera rubrinervis nanella* zu bezeichnen (a. a. O. S. 453). Sie sind rotnervig, haben große

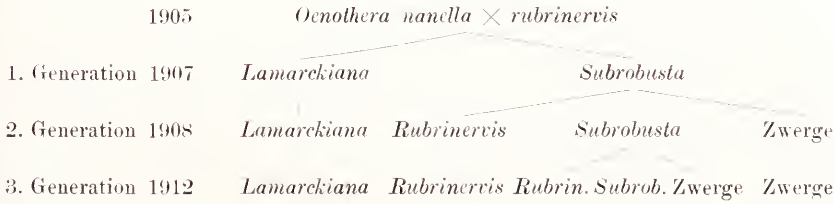
[1]) Vergl. die auf der folgenden Seite gegebene Wiederholung dieses Stammbaumes.

schüsselförmig geöffnete Blüten, sind kräftig und meist sehr schön ausgebildet, und bei reiner Befruchtung konstant. Für ihre Beschreibung sowie für die Abbildungen verweise ich auf die angedeuteten Stellen (Fig. 86 und 87).

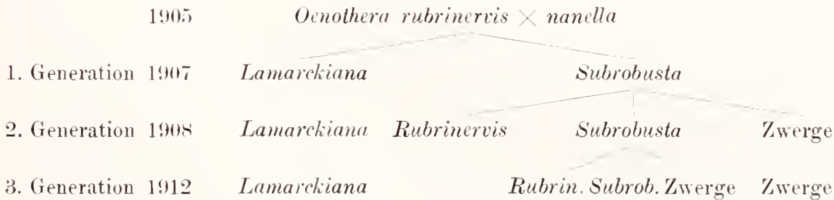
Damals habe ich nur die eine, nicht aber auch die reziproke Verbindung ausgeführt in der Überzeugung, daß beide sich in derselben Weise verhalten würden. In Hinblick auf die Ergebnisse der Kreuzungen heterogamer Arten erfordert diese Folgerung jetzt aber einen direkten Beweis. Zu diesem Zwecke habe ich die reziproke Kreuzung 1905 gemacht; sie lieferte, wie man sehen wird, die erwartete Bestätigung meiner Voraussetzung. Gleichzeitig mit ihr und unter den nämlichen Bedingungen habe ich dann zur Kontrolle den früheren Versuch wiederholt; beide Versuche fanden aber in geringerem Umfange statt als damals.

Zunächst führe ich die beiden Versuche in der Form von Stammbäumen an.

A. Erster Stammbaum



B. Zweiter Stammbaum



Den Umfang dieser Versuche und die prozentischen Verhältnisse gibt die folgende Übersicht:

Reziproke Kreuzungen von *Oenothera rubrinervis* und *nanella*

A. Erste Generation (1907)

	Mütter	Anzahl d. Indiv.	*Lamarckiana*	*Rubrinervis*	*Subrobusta*	Zwerge
			%	%	%	%
Nanella × *Rubrinervis* . .	2	105	73	0	27	0
„ × „ . .	5	79	59	0	41	0
Rubrinervis × *nanella* . .	1	70	59	0	41	0

B. Zweite Generation (1908)

	Mütter	Anzahl d. Indiv.	*Lamarckiana*	*Rubrinervis*	*Subrobusta*	Zwerge
(N × R) *Lamarckiana* . .	1	58	100	0	0	0
(R × N) „ . .	2	181	100	0	0	0
(N × R) *subrobusta* . . .	2	160	0	10	80	10
(R × N) „ . .	2	160	0	3	85	12
(R × N) „ (Kultur 1909)	2	56	0	34	52	14

	Mütter	Anzahl d. Indiv.	*Lamarckiana*	*Rubrinervis*	*Subrobusta*	Zwerge
C. Dritte Generation (1912)						
(N × R) *Lamarckiana* . .	2	195	100	0	0	0
(R × N) „ . .	2	218	100	0	0	0
(N × R) *rubrinervis* . . .	3	333	0	100	0	0
(N × R) *subrobusta* . . .	2	230	0	21	70	9
(R × N) „ . . .	2	234	0	15	73	12
(N × R) Zwerge	3	362	0	0	0	100
(R × N) „	2	229	0	0	0	100

Wo in dieser Tabelle zwei oder mehrere Mütter angegeben sind, wurden deren Samen getrennt ausgesät und gezählt und ergaben diese Zählungen dasselbe Resultat. Die abgespaltenen Zwerge hatten alle, wie bereits erwähnt, abgesehen von der Statur, die Merkmale der *O. rubrinervis.*

Zur weiteren Prüfung der in diesen Stammbäumen vorwaltenden Verhältnisse habe ich namentlich mit den Pflanzen der ersten Generation im Jahre 1907 einige Kreuzungen angestellt. Zunächst handelte es sich dabei um die Frage, ob die rotnervigen Zwerge sich der Stammesart *O. Lamarckiana* gegenüber wie Rotnerven und wie Zwerge reiner Abstammung benehmen würden. Es müßte dann gleichzeitig eine Spaltung in hohe Pflanzen und Zwerge und in grüne und rotnervige Individuen stattfinden. Solches war tatsächlich der Fall:

	Lamarckiana %	*Subrobusta* %	Zwerge %
O. Lamarckiana × (R × N) Zwerg	3	77	20
(R × N) Zwerg × *O. Lamarckiana*	25	32	43

Für jeden dieser beiden Versuche wurden die Samen von zwei Kreuzungen getrennt gesät und gezählt; die Zählungen zeigten unter sich nur unbedeutende Abweichungen. Für jeden Versuch wurden 152, im ganzen also 304 Keimlinge ausgezählt. Die Zwerge waren ausnahmslos vom reinen Typus; rotnervige Zwerge gab es nicht, trotzdem in jedem Versuch etwa 15 von ihnen bis zur Blüte kultiviert wurden. Es findet hier somit eine Assoziation zwischen dem Zwergmerkmal und den die Festigkeit der *Lamarckiana* bedingenden Eigenschaften statt, wie solche auch zwischen den Zwergen und der *Oen. hybr. laeta* vielfach beobachtet wurde (s. den folgenden Paragraph).

Zweitens habe ich die in der ersten Generation abgespaltenen Pflanzen mit der Gestalt und den Merkmalen der *O. Lamarckiana* auf den Zustand ihrer *Alta*-Pangene geprüft. Die Hauptfrage war dabei, ob diese wiederum labil werden würden, wie sie es in der reinen *Lamarckiana* sind, und trotzdem dieser labile Zustand in keinem der beiden Eltern vorhanden ist. Wir würden dann hier einen Fall haben, in welchem die frühere labile Lage durch die Kreuzung von aktiven und inaktiven Pangenen wieder hergestellt würde (vergl. unten). Tatsächlich verhält es sich so. Ich brauchte dazu nur die *Lamarckiana*-Pflanzen aus der ersten Generation der beiden Versuche mit Zwergen zu kreuzen, und zwar nach beiden Richtungen. In beiden Fällen trat Spaltung ein, und da diese *Lamarckiana* bei Selbstbefruchtung konstant ist und somit nicht die gewöhnliche Bastardformel (h + z) × (h + z) bei ihrer Befruchtung haben kann, läßt dieses Ergebnis auf den labilen Zustand der *Alta*-Pangene in den Eizellen sowie im Blütenstaub schließen.

Meine Versuche gaben die folgenden Zahlenverhältnisse (Kreuzungen 1907, Zählungen 1908):

	Mütter	Anzahl d. Indiv.	*Lamarck.* %	*Rubrin.* %	Zwerge %
(N × R) *Lamarck.* × *O. nanella* . . .	2	266	86	0	14
(N × R) „ × „ . . .	1	70	80	0	20
(R × N) „ × „ . . .	1	112	76	0	24
O. nanella × (R × N) *Lamarck.*	1	68	62	0	38
„ × (N × R) „	1	27	55	0	45
(R × N) *Lamarck.* × (R × N) Zwerge .	1	84	3	87	10

In dem letzten Versuch waren die Zwerge, wie zu erwarten war, teils *Lamarckiana*, teils *Rubrinervis*, und zwar gehörten von den 8 Zwergen 7 dem ersteren und nur einer dem letzteren Typus an. In Verbindung mit dem niedrigen Gehalt an hohen *Lamarckiana*-Pflanzen deutet dieses wieder auf die schon mehrfach beobachtete Assoziation dieser beiden Merkmale hin. In den übrigen Versuchen traten, wie wohl selbstverständlich ist, nur Zwerge vom *Lamarckiana*-Typus auf.

Schließlich habe ich auch die *Subrobusta*-Pflanzen aus diesem Versuch geprüft, und zwar vorwiegend diejenigen der ersten Generation. Nach der bekannten Formel $(h + z) \times z$[1]) würde man hier 50% hohe Pflanzen und 50% Zwerge erwarten, und zwar bei den beiden reziproken Verbindungen, da diese Bastarde sich, wie oben bereits nachgewiesen wurde, nach den Mendelschen Gesetzen spalten. Ich fand die folgenden Zahlen:

	Anzahl d. Indiv.	*Lamarckiana* %	*Rubrinervis* %	Zwerge %
O. nanella × (N × R) *subrobusta*	45	33	16	51
(R × N) Zwerg × (R × N) „	204	0	33	67
(N × R) *subrob.* × *O. nanella* . . .	138	51	20	29
(N × R) „ × (N × R) Zwerge .	246	0	75	25
(N × R) „ × (N × R) „ .	214	0	72	28
(R × N) „ × (R × N) „ .	289	0	72	28

Die Zahlen der ersten beiden Zeilen, in denen die untersuchten *Subrobusta*-Pflanzen die Väter waren, stimmen hinreichend genau mit der Berechnung überein. Die anderen sind zu niedrig, doch ist zu bemerken, daß auch bei Selbstbefruchtung der Prozentgehalt an Zwergen (8—18%) zu niedrig ausgefallen ist, und daß auch bei den Kreuzungen zwischen reiner *O. nanella* und reiner *O. Lamarckiana* ähnliche Abweichungen regelmäßig vorkommen. Es deutet dieses auf die Mitwirkung eines noch unbekannten Faktors im Blütenstaub der Zwerge hin.

Die Ergebnisse der in diesem Paragraphen beschriebenen Versuche sind, in Übereinstimmung mit den bereits in meiner Mutationstheorie behandelten Erfahrungen, die folgenden:

Zustand der *Alta*-Pangene in den Nachkommen der beiden reziproken Kreuzungen zwischen *Oenothera rubrinervis* und *O. nanella*[2]).

Kreuzung

1. Generation	*Lamarckiana*		*Subrobusta*	
2. Generation	*Lamarckiana*	*Rubrinervis*	*Subrobusta*	Rotnervige Zwerge
Pangene:	(labil × labil)	(ak × ak)	(i + ak) × (i + ak)	(i × i)

In der letzten Zeile sind die Pangene der weiblichen und der männlichen Sexualorgane, jedesmal durch ein × getrennt, angegeben. Wie man sieht, sind sie für jeden Typus einander gleich, wie denn auch in den Eltern dieser beiden Kreuzungen die *Alta*-Pangene sich beiderseits gleich sind. Der ganze Vorgang folgt also den gewöhnlichen Regeln für die isogamen Verbindungen.

Zum Schluß möchte ich noch auf zwei Punkte die Aufmerksamkeit lenken. Erstens sind die *Alta*-Pangene in *O. Lamarckiana* labil und in *O. rubrinervis* aktiv, ohne daß die Pflanzen äußerlich irgend eine Differenz in ihrer Statur zeigen. Bei gleicher Kultur erreichen beide dieselbe Höhe, verzweigen sich gleich reichlich und auch ihre Äste erhalten dieselbe Länge. Hieraus geht hervor, daß wenigstens in diesem Falle Pangene im labilen Zustand ebenso tätig sind wie im aktiven,

[1]) $(h + z) \times z$ = (hohe Statur + Zwerg) × Zwerg.

[2]) i = inaktiv; ak = aktiv.

und diesen Satz wird man wohl auch auf analoge Beispiele anwenden dürfen. Allererst auf die Frage, wie eine *Lamarckiana* wohl aussehen würde, wenn sie aktive *Alta*-Pangene hätte? Voraussichtlich genau so wie jetzt. Und falls ihre *Laeta-*, *Laxa-* und andere jetzt labilen Pangene aktiv gemacht werden könnten, würde dieses wohl nichts an ihrem Habitus und ihren äußeren Merkmalen ändern. Ich behaupte nicht, daß diese Pflanzen äußerlich völlig identisch sein würden, muß aber in bezug auf diese Frage auf den letzten Abschnitt verweisen.

Der zweite Punkt bezieht sich auf den Übergang der *Alta*-Pangene aus dem labilen in den aktiven Zustand, wenn durch Mutation eine *Lamarckiana* sich in *O. rubrinervis* verändert. Die Mutation ist somit eine doppelte, da sie ja vorwiegend auf dem Übergang der Festigkeits-Pangene in den inaktiven Zustand beruht. Und zwar fand dieses wenigstens zweimal statt, als *Lamarckiana* in *Rubrinervis* mutierte. Für die in meiner Mutationstheorie behandelte Kreuzung benutzte ich einen Rotnerven, der 1893 als Mutant aus der *O. Lamarckiana* entstanden war, für die beiden 1905 gemachten Verbindungen aber eine andere, 1895 aufgetretene Mutation (eine der acht in der vierten Generation des a.a.O. Bd. I S. 157 dargestellten Stammbaumes erwähnten *Rubrinervis*-Pflanzen). Dennoch waren die Ergebnisse in den drei Versuchsreihen im wesentlichen dieselben. Vermutlich verhalten sich somit andere *Rubrinervis*-Mutanten ähnlich; es gab deren bis 1901 aus *Lamarckiana* mehr als dreißig (a. a. O. Bd. I S. 234) und seitdem fast alljährlich eine oder mehrere. Doch bleibt es vorläufig nicht ausgeschlossen, daß auch *Rubrinervis*-Pflanzen mit labilen *Alta*-Pangenen entstehen können.

§ 3. *Oenothera muricata* × *nanella*.

Nachdem wir nun das Verhalten der Zwerge bei der Kreuzung mit isogamen Arten in zwei Fällen — mit labilen *Alta*-Pangenen in *O. Lamarckiana* und mit aktiven in *O. rubrinervis* — studiert haben, wollen wir jetzt eine Verbindung mit einer heterogamen Art vorführen. Ich wähle dazu die *O. muricata*, deren Eizellen die *O. nanella* in die Zwillingsbastarde *Laeta* und *Velutina*, und zwar nach gleichen Verhältnissen, spalten (III, II § 2 S. 121). Zwerge traten dabei nicht auf; sie fehlen in der ersten Bastardgeneration und dieses lehrt uns, daß in der *O. muricata* die Träger der hohen Statur im aktiven Zustande verkehren.

Wie wir sehen werden, verlaufen die Spaltungsprozesse hier, bis auf die Heterogamie, in derselben Weise wie bei den Kreuzungen der *O. rubrinervis* mit den Zwergen. Nur tritt an die Stelle der *Lamarckiana* jetzt die *Laeta* und an jene der *Subrobusta* hier die *Velutina* auf.

Den jetzt zu beschreibenden Versuch habe ich in 1901 angefangen und durch fünf Jahre fortgesetzt [1]). Aus der Kreuzung von 1901 erzog ich 24 hohe Pflanzen, von denen

---

[1]) Zwillingsbastarde von *Oenothera nanella*. *Berichte der d. Bot. Ges.* 1908. Bd. XXVI A, Heft 9, S. 667—676.

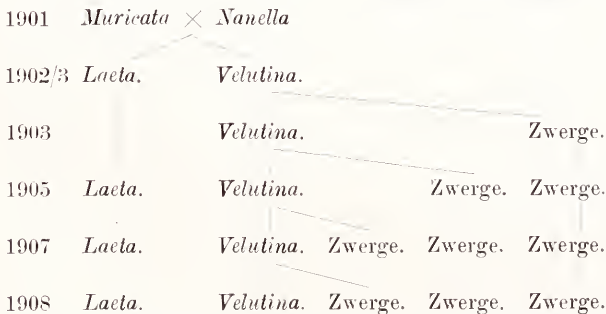
6 *Laeta* und 18 *Velutina* waren. Die *Laeta* waren teils einjährig, teils zweijährig; die ersteren setzten keinen Samen an, wie denn überhaupt diese *Laeta* nur spärlichen, oft kaum ausreichenden Blütenstaub haben.

Im Sommer 1908 habe ich die *Laeta*-Pflanzen aus dieser Kreuzung ausführlich mit denen der *O. muricata* × *Lamarckiana* verglichen. Sie blühten damals in der ersten, zweiten und vierten Generation und zwar sehr reichlich; die Pflanzen waren im September über zwei Meter hoch. Alle diese Gruppen bildeten zusammen nur einen Typus, der durch breite, glatte, glänzend grüne, flach ausgebreitete Blätter und Brakteen, durch dünne Blütenknospen, dünne reingrüne, schwach kegelförmige unreife Früchte mit vier deutlichen Zähnchen und durch spärlichen Blütenstaub in den gut ausgebildeten Antheren sich scharf und deutlich von der *Velutina* unterschied.

Auch die *Velutina* habe ich aus beiden Kreuzungen eingehend verglichen. Sie ist stets weniger hoch und stärker behaart, namentlich auf den jungen Früchten. Die Blätter sind durch diese Behaarung mehr oder weniger graugrün, und den Hauptnerven entlang zu einer Rinne zusammengebogen. Die Blütenknospen sind dick, rund, meist rötlich angelaufen; die unreifen Früchte im oberen Teile zusammengedrückt, wie geschnabelt. In Gruppen von 20—30 Exemplaren fallen diese Merkmale stets deutlich auf, obgleich sie an den einzelnen Individuen oft stark in ihrer Ausbildung wechseln.

Ich gebe jetzt den ganzen Versuch in der Form eines Stammbaumes.

Stammbaum von *Oenothera muricata* × *nanella.*



Wie man sieht, bleibt die *Laeta* in den weiteren Generationen einförmig und konstant, während die *Velutina* sich alljährlich spaltet. Aber sie spaltet sich nur in bezug auf das Merkmal der Statur, denn alle übrigen Eigenschaften, welche ihren Charakter ausmachen, bleiben auch in den Zwergen erhalten. Diese sind keine reine *O. nanella*, sie haben zwar dieselbe Höhe, aber graugrüne, rinnige Blätter, dicke, konische Blütenknospen, kleine, sich selbst befruchtende Blüten und keulenförmige Früchte. Sie können daher mit einem besonderen Namen, *Oenothera murinella*, angedeutet werden, in dem die Namen der Eltern in einer auch sonst für Bastarde üblichen Weise verbunden werden (Fig. 96).

Aus einer später gemachten Kreuzung (1905) erzog ich 1906 die erste, oben erwähnte Generation und säte 1908 und 1912 die Samen ihrer *Laeta.* Ich erhielt 1908 von einer Mutter 40 Pflanzen, und 1912 von zwei Samenträgern 115 bezw. 34 Kinder, welche sämtlich wiederum einförmig hohe *Laeta* waren.

Der Umfang der Kulturen in dem Hauptversuch war der folgende. In der ersten Generation hatte ich 228 junge Individuen, unter denen keine Zwerge waren. Von ihnen erzog ich 6 *Laeta* und 18 *Velutina* zur Blüte (s. oben). Von der *Laeta* war die zweite Generation nur klein (3 Exemplare), aber die dritte und vierte umfaßten 57 bezw. 120 Pflanzen, von denen die meisten geblüht haben. Alle waren *Laeta* hoher Statur. Zusammen mit den oben erwähnten hatte ich somit 369 Kinder von 6 Müttern, und folgere daraus, daß die *Laeta*-Rasse nur aus konstanten Individuen besteht.

Dagegen gaben die selbstbefruchteten *Velutina*-Pflanzen stets etwa zur Hälfte Zwerge, und zur anderen Hälfte der Mutter gleiche, hohe Exemplare. Diese Zwerge, *Oen. murinella*, fangen schon bei 10—15 cm Höhe an zu blühen und erreichen am Ende

der Blütezeit selten mehr als 50 cm Höhe. Sie werden in einem bestimmten, nur wenig wechselnden Verhältnisse abgespalten, wie die folgenden Zahlen zeigen.

Spaltung der *Velutina* während der zweiten bis fünften Generation.

Generation	Kultur	Anzahl der Samenträger	Anzahl der Exemplare	Exemplare hoh. Statur in %	Zwerge in %
2	1903	3	106	48	52
3	1905	2	241	44	56
4	1907	4	492	36	64
5	1908	2	116	29	71
Zusammen		11	955	38 %	62 %

Etwas mehr als die Hälfte werden somit jährlich zu Zwergen. Die Nachkommen der elf Samenträger wurden jedesmal getrennt untersucht; in allen trat dieselbe Spaltung auf.

Wie der Stammbaum auf S. 219 zeigt, habe ich die Zwerge in zwei Linien auf ihre Konstanz geprüft. In der ersten erhielt ich aus fünf selbstbefruchteten *O. murinella* des Jahres 1903 zusammen 23 Pflanzen, und in den beiden folgenden Generationen 137 und 58 Individuen, also zusammen 218 Exemplare, welche ausnahmslos *Murinella* waren. In der zweiten Linie befruchtete ich jedesmal zwei Zwerge und erhielt in der zweiten Generation 269 und in der dritten 59 Individuen, gleichfalls alle *Murinella*. Im ganzen wurde die Konstanz der Zwerge somit in 536 Exemplaren geprüft.



Fig. 96
Oenothera murinella (Zwerg aus *O. muricata* × *nanella*, in der 2. Generation entstanden)[1].

Überblicken wir jetzt nochmals den ganzen Versuch, so sehen wir, daß *O. muricata* die *O. nanella* genau in derselben Weise spaltet wie die *Lamarckiana* und daß dabei dieselben *Laeta* und *Velutina* in demselben Verhältnisse auftreten. Zwerge fehlen in der ersten Generation; sie treten in der zweiten auf, aber nur aus der *Velutina*, deren sonstige Eigenschaften sie beibehalten. Auch diese Spaltung findet nach gleichen Verhältnissen statt; sie wiederholt sich in jeder Generation der *Velutina* und aus den Samen eines jeden Exemplares. Die einmal abgespaltenen Zwerge bleiben in den späteren Generationen konstant, und auch die *Laeta* zeigt niemals Spaltungen.

[1]) Vergl. hierzu Fig. 56 auf S. 137 *(O. muric. × Lam., velutina).* Sept. 1909.

Für die Beurteilung der beim Mutieren vor sich gehenden inneren Veränderungen (Abschnitt V) würde das oben Angeführte völlig genügen. Doch schien es mir wichtig, auch das Verhalten der Pangene bei den Kreuzungen selbst zu studieren, um dadurch eine tiefere Einsicht in diese Vorgänge zu gewinnen. Ich habe deshalb mit der *Laeta*, der *Velutina* und der *Murinella* aus unserm Stammbaum diejenigen Bastardierungen gemacht, welche nach unseren Prinzipien die gewünschte Entscheidung bringen können. Es leuchtet ein, daß die Frage jedesmal getrennt für den Pollen und für die Eizellen der betreffenden Form beantwortet werden muß.

Im voraus möchte ich hier bemerken, daß die Ergebnisse aller meiner Kreuzungen in bezug auf die *Laeta*-Pangene sich genau so verhalten wie die entsprechenden Verbindungen von *O. muricata* mit *O. Lamarckiana*. Die *Nanella* enthält diese Pangene in demselben labilen Zustande wie die Mutterart, es geht dieses aus der Spaltung in *Laeta* und *Velutina* hervor, bestätigt sich aber jedesmal auch in den komplizierteren Kreuzungen. Es läßt sich somit für jeden einzelnen Fall die zu erwartende *Laeta*-Spaltung im voraus berechnen, und es scheint mir überflüssig, auf diese Übereinstimmung bei der Beschreibung meiner Versuche jedesmal besonders hinzuweisen.

Fangen wir jetzt mit der *Murinella* an, da bei ihr die Sachlage offenbar die einfachste sein muß. Denn in ihren beiden Sexualtypen müssen die *Alta*-Pangene inaktiv sein, sonst könnte der Zwergtypus nicht konstant sein. Sie muß sich also in allen Kreuzungen in bezug auf das Zwergmerkmal verhalten wie reine *Oen. nanella*. Sehr zahlreiche Kreuzungen haben diese Folgerung ausnahmslos bestätigt, wie wir bald sehen werden. Ich führe hier zunächst nur die folgenden an: *Oen. nanella* × *O. murinella* (1908) gab nur Zwerge, von denen ich 60 bis zur Stengelbildung erzog. Sie waren breitblätterig (vergl. oben S. 162: *O. Lam.* × *velutina*). Der *Lamarckiana* gegenüber verhält sich die *Murinella* wie die reinen Zwerge: *Oen. Lam.* × *murinella* (1908) gab auf 60 Individuen 95 % breitblätterige Zwerge und 5 % hohe Exemplare; die reziproke Kreuzung dagegen (1907) auf 77 Pflanzen 8 % breitblätterige Zwerge, 60 % hohe *Velutina* und 32 % hohe *Laeta*. Ferner wird *O. murinella* von *O. muricata* nicht in der ersten, sondern erst in der zweiten Generation gespalten, wie in unserem Stammbaum. Ich machte die Verbindung 1907, hatte im nächsten Jahre 60 Exemplare, welche sämtlich hohe *Velutina* waren und von denen ich etwa ein Drittel zur Blüte gelangen ließ. Aus ihrem Samen hatte ich 1909 im ganzen 63 Individuen, welche sämtlich *Velutina* waren, aber 45 % mit hoher Statur und 55 % Zwerge. Von beiden Typen haben je 14 Pflanzen geblüht.

In den *Laeta*-Pflanzen unseres Stammbaumes (S. 219) können offenbar keine inaktiven *Alta*-Pangene vorkommen; auch können sie diese nicht in Bastardverbindung (a + b) enthalten, sonst müßten sie sich im Laufe der Generationen spalten. Die stofflichen Träger ihrer hohen Statur müssen also entweder aktiv sein, wie in der *O. muricata* oder labil, wie in der *O. Lamarckiana*, oder in dem einen Geschlecht labil und in dem anderen aktiv, nach Art der heterogamen Rassen. Diese Fragen können durch Kreuzungen mit Zwergen entschieden werden, und diese lassen beiderseits auf den labilen Zustand schließen [1]).

---

[1]) In meiner oben zitierten vorläufigen Notiz wurde eine etwas andere Darstellungsweise gewählt, welche aber, wie ebendaselbst aus S. 675, Zeile 13—16 ersichtlich ist, nur eine vorläufige sein sollte.

Zuerst habe ich die *Laeta* aus dem Hauptversuch mit dem Staub der Zwerge befruchtet:

Befruchtung von *Oen. (muricata × nanella) laeta* durch Zwerge

	Anzahl der Mütter	Anzahl der Kinder	Zwerge %
Laeta, 1. Gen. × *O. nanella*	1	77	40
„ , 3. „ × „ „	1	305	61
„ , 4. „ × „ „	1	69	48
„ , 1. „ × „ *murinella*	1	114	49
„ , 3. „ × „ „	1	300	48
„ , 3. „ × „ „	2	630	54
„ , 3. „ × „ „	1	140	53
Summe und Mittel	8	1635	50

Kreuzungen 1907, mit Ausnahme der dritten (1908), welche überdies mit einer *Nanella* anderer Herkunft ausgeführt wurde. Kulturen teils 1908, teils 1909. Die Zwerge sämtlich vom *Laeta*-Typus; die hohen Pflanzen in den drei ersten Versuchen teils *Laeta*, teils *Velutina*, in den vier letzten nur *Velutina*. Diese letztere Tatsache deutet auf eine Assoziation der Zwergmerkmale mit denen der *Laeta* hin, wie solche öfter vorkommt. Aus dem letzten Versuch habe ich von einem Zwerge und von einer hohen *Velutina* rein befruchtete Samen gewonnen. Die Zwerge wiederholten sich einförmig und rein (70 Exemplare in 1909); die *Velutina* spaltete sich in 56 % hohe und 44 % niedrige Exemplare (136 Pflanzen in 1909); abgesehen von der Statur hatten diese alle die Merkmale der *Velutina*.

Sind somit die *Alta*-Pangene in den Eizellen dieser *Laeta* labil wie in der *Lamarckiana*, so können sie weder mit dieser, noch mit ihren Zwillingen Statur-Spaltungen geben. Ich fand dieses in den folgenden 1908 gemachten Kreuzungen bestätigt:

	Anzahl d. Kinder	Zwerge	Hohe *Laeta*	Hohe *Velutina*
O. (muric. × nan.) laeta × Lamarckiana	53	0	58 %	42 %
„ „ × „ „ × *(muric. × Lam.) Velutina*	54	0	57 %	43 %

Jetzt komme ich zu dem männlichen Sexualtypus der *Laeta*. Um diesen zu prüfen, habe ich den Blütenstaub dieser Pflanzen auf die Narben der Zwerge gebracht (1907) und erhielt 1908 das folgende Ergebnis

Befruchtung von Zwergen mit *Oen. (muric. × nan.) laeta*.

	Anzahl der Mütter	Anzahl der Kinder	Zwerge %
O. murinella × *Laeta*, 1. Gen.	5	40	100
„ „ × „ , 3. „	2	52	100
„ *nanella* × „ , 1. „	1	134	100
„ „ × „ , 4. „	1	26	100
Zusammen	9	252	100

Der Blütenstaub der *Laeta* gab also mit Zwergen keine Bastarde hoher Statur, sondern nur Zwerge. Zu diesem, wohl unerwarteten Resultate ist folgendes zu bemerken. Sind die *Alta*-Pangene im Blütenstaub der *Laeta* inaktiv, so würden in diesen Kreuzungen allerdings nur Zwerge entstehen können, dann könnte aber die *Laeta* selbst nicht konstant sein. Sind sie aber aktiv, so dürften nur *Laeta* hoher Statur auftreten. Sind sie aber labil, so müßte man eine Spaltung erwarten, bei der teils Zwerge, teils hohe Exemplare gesehen werden würden.

Diese erwartete Spaltung ist aber gerade bei der hier in Betracht kommenden Gruppe von Kreuzungen oft eine sehr einseitige und führt bisweilen bis zum Ausschluß des einen Typus. So fanden wir oben (S. 221) für *O. Lamarckiana × murinella* 95 %

Zwerge, und S. 142 für *O. (bienn. × Lam.) laeta × velutina* 96 % *Laeta*, während die völlig entsprechende Verbindung der durch *O. muricata* bedingten Zwillinge 54 % *Laeta* und 46 % *Velutina* gab usw. Solche Abweichungen von der gewöhnlichen Regel können offenbar leicht, in Ausnahmefällen, zum völligen Ausschluß der einen Form führen, und dieses trat tatsächlich in unseren Kreuzungen der beiden Zwillinge aus *O. biennis × rubrinervis* ein, weil hier nur *Rubrinervis*-Pflanzen entstanden (S. 202).

Somit dürfen wir folgern, daß das ausschließliche Auftreten von Zwergen in den angeführten Versuchen dennoch auf eine Spaltung deutet[1]). Zur Bestätigung führe ich die drei folgenden Kreuzungen an, in denen ich die *Nanella-Laeta* der obigen Tabelle durch *Lamarckiana-Laeta* ersetzt habe, also durch *Laeta*, in denen die *Alta*-Pangene offenbar in demselben Zustande waren, wie in der *Lamarckiana* selbst.

	Kreuzung	Anzahl der Kinder	Zwerge %
O. nanella × O. (muric. × Lam.) laeta . . .	1908	69	100
„ „ × „ *(bienn. × „) „* . . .	1907	40	100
„ „ × „ „ × „ „ . . .	1908	59	97

Auch hier somit in zwei Versuchen nur Zwerge, aber bei einer Wiederholung des letzteren neben diesen 3 % hohe Exemplare. Wahrscheinlich würde eine Wiederholung der Hauptversuche also wohl auch bisweilen einige hohe Exemplare finden lassen.

Jetzt komme ich zu der *Velutina*, und es fällt die Frage nach ihrer pangenetischen Zusammensetzung mit derjenigen nach den Ursachen ihrer Spaltungen zusammen. Hauptsache ist dabei, daß diese Spaltungen einseitige sind und daß etwa zur Hälfte der Mutter gleiche und wiederum spaltungsfähige Bastarde entstehen, zur anderen Hälfte aber konstante Zwerge. Es ist dieses offenbar nur dann möglich, wenn die männlichen und weiblichen Erbschaften einander ungleich sind, und zwar muß dabei die eine Seite spaltungsfähig sein, die andere aber das Vermögen besitzen, diese zu spalten. Die letztere Eigenschaft ist nun auf diesem Gebiete stets mit dem inaktiven Zustand des betreffenden Pangens verbunden, mit dem Zustand also, welcher die Zwergstatur bedingt. Wir folgern daraus, daß entweder die Eizellen, oder der Blütenstaub der *Velutina* Zwergeigenschaften haben müssen. Die ganze Rasse muß demnach heterogam sein, wie die *O. muricata*, aus deren Kreuzung sie hervorgegangen ist.

Unsere erste Frage ist somit, welche von den beiden Sexualtypen Zwergeigenschaften hat. Ich fand diese im Blütenstaub, und führe deshalb die betreffenden Versuche zunächst an.

Zuerst befruchtete ich vier Zwerge der *O. murinella* mit dem Blütenstaub der *Velutina* (1905). Ich erhielt 115, 58, 56 und 51, zusammen also 280 Keimlinge, welche sämtlich ausgepflanzt wurden und im Sommer 1907 blühten. Sie waren ausnahmslos Zwerge. Es können also in diesem Versuch der Blütenstaub der Zwerge und derjenige der hohen *Velutina* gewechselt werden, ohne Einfluß auf das Ergebnis. Sie haben somit dieselben erblichen Eigenschaften. Zu derselben Folgerung führte eine Kreuzung der reinen *O. nanella* mit der *Velutina* (1907). Ich erhielt 33 Kinder (1908), welche sämtlich Zwerge waren.

Hat somit der Blütenstaub der hohen *Velutina* Zwergeigenschaften, so muß er die Träger labiler *Alta*-Pangene spalten können, und auch dieses fand ich bestätigt in Kreuzungen von *Lamarckiana* (1908) sowie von *Oen. (muric. × nan.) laeta* (1907). Diese ergaben:

	Mütter	Indiv.	Zwerge in %
Lamarckiana × Velutina . . .	1	42	95
Laeta × „ . . .	2	327	50

[1]) Völlig analog verhält sich die Verbindung *O. nanella × biennis*. Vergl. § 8 dieses Kapitels.

Es verhält sich somit der Blütenstaub der hohen *Velutina* stets so, wie derjenige der Zwerge. Daraus geht dann ferner hervor, daß die Eizellen der *Velutina* spaltungsfähig sein müssen.

Auch dieses läßt sich unmittelbar beweisen, indem man die *Velutina* mit dem Staub der Zwerge, sei es der *O. murinella*, sei es der reinen Rasse, belegt. Ich erhielt dabei die folgenden Zahlen:

Kreuzung von *Velutina* mit *Murinella*

	Mütter	Anzahl der Kinder	Zwerge %
1905	Nr. 1	129	69
"	" 2	134	56
"	" 3	132	61
"	" 4	113	59
1907	" 1	70	57
"	" 2	220	51
	Zusammen	798	59%

Dieses Ergebnis stimmt genau mit demjenigen der Tabelle auf S. 220 (Spaltung der *Velutina* bei Selbstbefruchtung) überein. Es kann somit auch hier der Blütenstaub der hohen Pflanzen durch denjenigen der Zwerge ersetzt werden.

Genau so verhalten sich die Kreuzungen mit *O. nanella* reiner Abstammung (1907; Kultur 1908 und 1909):

Mütter	Anzahl der Kinder	Zwerge %
Nr. 1	253	57
" 2	52	56

Schließlich bleibt zu entscheiden, ob die Spaltungsfähigkeit des weiblichen Sexualtypus der *Velutina* auf dem labilen Zustande der betreffenden Pangene beruht, oder darauf, daß die Erbschaften der beiden elterlichen Arten (hohe Statur der *Muricata* und Zwergstatur der *Nanella*) in dem Bastarde nebeneinander liegen, etwa so, wie es bei den Mendelschen Hybriden der Fall ist. Es kann dieses durch eine Kreuzung der *Velutina*-Eizellen mit solchem Blütenstaub entschieden werden, in welchem die Eigenschaft labil ist. Ich beziehe mich auf die schon mehrfach benutzten Formeln:

1. labil × labil = labil

2. (inakt. + akt.) × labil = { inakt. × lab. = Spaltung; akt. × lab. = Hohe Statur }

Die erstere Formel ist im Grunde keine Kreuzung, sondern in bezug auf die fragliche Eigenschaft eine reine Befruchtung, deren Kinder dieselben Merkmale haben müssen wie die Eltern. Die zweite Formel bedingt aber offenbar eine Spaltung, bei der die labilen Pangene in Träger der Zwergstatur und in Träger der hohen Statur zerfallen.

Ich habe drei solche Verbindungen gemacht; die eine 1907 und 1908, die beiden anderen 1908. Ich erhielt dabei die folgenden Zahlen:

Kreuzung von *Oen. (muric. × nanella) velutina* mit Trägern labiler *Alta*-Pangene

Velutina ×	Anzahl der Kinder	Zwerge %	*Laeta* %	*Velutina* %
Lamarckiana	43	51	30	19
"	53	11	19	70
O. (muric. × nan.) laeta . .	60	53	47	0
O. (muric. × Lam.) laeta . .	54	31	69	0

In diesen Versuchen waren alle Zwerge *Laeta;* es traten keine Zwerge mit den Merkmalen der *Velutina* auf, was wohl wiederum auf eine Assoziation der Zwergeigenschaften mit der *Laeta* hindeutet.

Es scheint mir nicht unwichtig, hier eine Vergleichung der *Laeta* und der *Velutina* aus *Nanella* mit denen aus der Kreuzung *Muricata* × *Lamarckiana* zu geben, in welch letzterem die *Alta*-Pangene als unberührt betrachtet werden dürfen. Es müssen sich demnach die *Laeta* aus beiden Kreuzungen einander gleich verhalten, während der Blütenstaub der beiden *Velutina* offenbar verschieden sein muß. Ich brauche dazu im wesentlichen nur die oben bereits angeführten Versuche in anderer Weise zusammenzustellen:

Vergleichung der *Laeta*, aus *O. muric.* × *nanella* und aus *O. muric.* × *Lamarckiana*

Kreuzung	Anzahl der Kinder	*Laeta*-Zwerge %	Hohe *Laeta* %	Hohe *Velutina* %
(M × L) laeta × *(M × N) velutina*	54	54	0	46
(M × N) " × *(M × N)* "	60	40	0	60
(M × N) velutina × *(M × L) laeta* .	54	31	69	0
(M × N) " × *(M × N)* " .	60	53	47	0

Velutina-Zwerge traten in diesen Versuchen nicht auf.

Vergleichung der *Velutina*, aus *O. muric.* × *nanella* und aus *O. muric.* × *Lamarckiana*

Kreuzung	Anzahl der Kinder	*Laeta*-Zwerge %	Hohe *Laeta* %	Hohe *Velutina* %
(M × N) laeta × *(M × L) velutina* .	54	0	57	43
(M × N) " × *(M × N)* " .	60	40	0	60

Fassen wir jetzt die Ergebnisse des zweiten Teiles dieses Paragraphen zusammen, so empfiehlt es sich, dazu den auf S. 219 für den Hauptversuch gegebenen Stammbaum teilweise zu wiederholen und für die zweite Generation den Zustand der *Alta*-Pangene für die drei Typen anzugeben. Für die übrigen Generationen gilt dann das nämliche.

Zustand der *Alta*-Pangene
in den Nachkommen von *Oen. muricata* × *nanella*

Muricata × *nanella*



Pangene: lab. × lab. (inakt. + akt.) × inakt. inakt. × inakt.

In der letzten Zeile sind die Pangene für den weiblichen und den männlichen Sexualtypus, durch ein × getrennt, angegeben. Die Vorstellung ist eine rein empirische, unmittelbar aus den zahlreichen Kreuzungsversuchen abgeleitet, wenn man nur die empirischen Definitionen der benutzten Bezeichnungen berücksichtigt. Aus ihr lassen sich umgekehrt die Ergebnisse dieser Kreuzungen, sowie zahlreicher anderer hier nicht angeführter Versuche, in einfacher Weise berechnen.

Ich möchte hier noch hervorheben, daß in der *Laeta* der in dem Vorfahren des einen der beiden Eltern *(O. Lamarckiana)* befindliche labile Zustand des *Alta*-Pangenes durch die Kreuzung der aktiven und inaktiven Pangene der Eltern selbst wieder hergestellt wird. Hier eröffnet sich ein wichtiges Feld für weitere Forschungen [1]).

Vergleichen wir jetzt die Ergebnisse dieser ganzen Versuchsreihe mit denjenigen der im vorigen Paragraphen behandelten Kreuzung zwischen *Oen. rubrinervis* und *O. nanella*, so erhalten wir für die *Alta*-Pangene, d. h. also für die Träger der hohen Statur, die folgende Übersicht:

Zustand der *Alta*-Pangene in:

Bastarde	*O. muricata* × *nanella* akt. × inakt.		*O. rubrinervis* × *nanella* akt. × inakt.	
	Eizellen	Pollen	Eizellen	Pollen
Laeta, bezw. *Lamarckiana*	lab.	lab.	lab.	lab.
Zwerge . . .	inakt.	inakt.	inakt.	inakt.
Velutina bezw. *Subrob.*	(h + z)	inakt.	(h + z)	(h + z)[2])
Abspaltung von konstanter *Velutina* bezw. *Rubrinervis.*	fehlt		vorhanden	

Aus dieser Übersicht ersieht man unmittelbar, daß die *Laeta*, die *Lamarckiana* und die Zwerge konstante Rassen darstellen müssen, daß aber die *Velutina* sich nach den Regeln der heterogamen Kreuzung, die *Subrobusta* nach denen der Mendel schen Bastarde spalten müssen.

Es bedingt somit die heterogame *O. muricata* eine heterogame *Velutina*. Sonst sind die entstehenden Typen isogam, und entweder sich spaltende Bastarde, oder sie stimmen mit jenem Vorfahren, dem sie äußerlich gleich oder nahezu gleich sind, auch innerlich überein.

Die Heterogamie der *Velutina* beruht aber offenbar darauf, daß in ihr die von der Mutter *O. muricata* geerbten aktiven *Alta*-Pangene nicht auf den Blütenstaub übergehen können, ein Verhalten, welches ja gerade das Kennzeichnende für die Erscheinung der Heterogamie ist. Für den Pollen bleiben somit nur die von dem Vater, der *O. nanella*, geerbten inaktiven Staturpangene verfügbar.

Die *Velutina* in diesem Versuche verhalten sich weiblich wie Bastarde, männlich wie Zwerge. Sie können deshalb als halbe Bastarde betrachtet werden.

Die *Laeta* und die *Lamarckiana* spalten in diesen Versuchen keine Zwerge ab weil sie die betreffenden Pangene nur im labilen Zustande enthalten. Dieser Zustand ist aber aus der Kreuzung der aktiven und inaktiven *Alta*-Pangene der Eltern entstanden.

---

[1]) Bei der Entstehung von *O. lata* und *O. scintillans* durch Mutation entstehen die labilen Pangene dieser Arten unmittelbar aus dem passiven der Mutterart. Vergl. die beiden folgenden Kapitel dieses Abschnittes.

[2]) (h + z), wie sonst, = Hohe Statur und Zwergstatur in Bastardverbindung.

Vermutlich spielen dabei Assoziationen eine Rolle, wie solche in diesen Versuchen sowohl zwischen der *Lamarckiana* und dem Zwergmerkmal, wie zwischen diesem letzteren und der *Laeta* so vielfach beobachtet wurden.

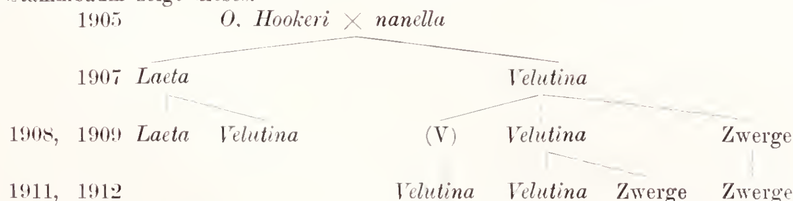
§ 4. *Laeta*-Spaltung in *Oenothera nanella* durch isogame Arten

Aus den Ergebnissen des vorigen Paragraphen ergibt sich zunächst die Frage, inwiefern die dort gefundenen Verhältnisse jenen speziellen Kreuzungen eigen sind, und inwiefern sie für die beiden Gruppen der isogamen und der heterogamen Arten allgemeinere Gültigkeit haben. Um diese zu beantworten, werde ich jetzt in diesem und dem folgenden Paragraphen eine Reihe von Versuchen mit Arten vorführen, welche teils die *Laeta*-Eigenschaft, teils aber andere Züge der *O. nanella* spalten können. Es wird sich dabei herausstellen, daß die isogamen Arten im allgemeinen dem Vorbilde der *O. rubrinervis* × *nanella* folgen, während die heterogamen sich der *Muricata*-Kreuzung anschließen.

Aus äußeren Gründen habe ich diese Versuche tunlichst eingeschränkt, und werde ich sie auch in möglichster Kürze beschreiben, da es mir im wesentlichen nur auf den Nachweis des soeben ausgesprochenen Satzes ankommt.

Ich fange mit den beiden isogamen Arten *O. Cockerelli* und *O. Hookeri* an. Abgesehen von der Statur verhält sich die *O. nanella* ihnen gegenüber genau so wie die *Lamarckiana* (Abschn. III, Kap. II, § 1, S. 113—119). Für jede der beiden genannten älteren Arten habe ich die beiden reziproken Verbindungen untersucht.

O. Hookeri × *nanella.* Die Abspaltung von *Velutina* aus der *Laeta* tritt hier in derselben Weise auf, wie in der Kreuzung von *O. Hookeri* × *Lamarckiana.* Der folgende Stammbaum zeigt dieses.



Die *Laeta* und *Velutina* sind den auf den Tafeln XIII und XIV abgebildeten aus der *Lamarckiana* durchaus gleich; die Zwerge sind Pflanzen vom *Hookeri*-Typus aber nur etwa 40 cm hoch, und mit großen schönen Blüten, welche nicht kleiner sind als bei den hohen Pflanzen. Sie sind der oben beschriebenen Krankheit (S. 210) fast nicht ausgesetzt, und stellen eine schmuckhafte Neuheit dar, welche aber an die Kultur ziemlich hohe Anforderungen stellt.

Die zu diesem Stammbaum gehörigen Zahlen gibt die folgende Übersicht: Die beiden ersten Zeilen beziehen sich auf die Kreuzung von 1905 und auf eine Wiederholung in 1907.

	Kultur	Anzahl d. Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	Zwerge %
O. Hookeri × *nanella*	1907	54	15	85	0
" × "	1910	135	7	93	0
Laeta, 1. Gen. 1907	1909	49	20	80	0
Velutina, 1. Gen. 1907	1908	160	0	94	6
" 2. Gen. 1908	1909	52	0	100	0
" 2. Gen. 1908	1911	132	0	95	5
Zwerge, 1. Gen. 1908	1912	128	0	0	100

Die in den vier letzten Zeilen erwähnten Zwerge hatten, wie gesagt, den Typus der *Velutina*, d. h. nahezu denjenigen der *O. Hookeri*, sie haben nahezu alle geblüht. Ebenso ließ ich die meisten der erwähnten hohen Pflanzen zur Blüte gelangen, um den Zahlen möglichste Sicherheit zu geben. Denn im Frühling sind die *Hookeri*-Zwerge oft sehr schwer von der hohen *Velutina* zu unterscheiden.

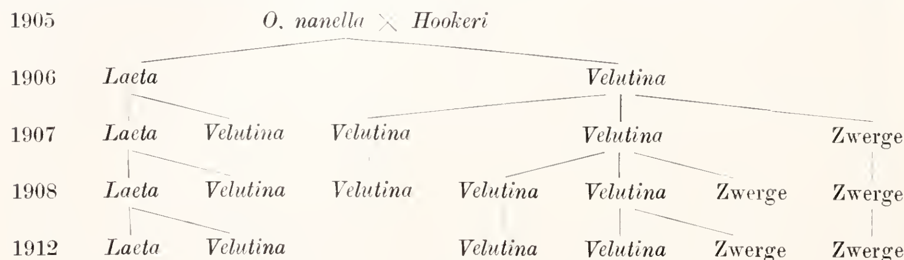
Von weiteren Kreuzungen habe ich in dieser Gruppe nur die drei folgenden anzuführen, welche zwischen der *Velutina* und Zwergen verschiedener Abstammung gemacht wurden.

	Mütter	Anzahl d. Individ.	Zwerge %	*Alta*-Pangene
Velutina, 1. Gen. × *O. nanella*.	2	369	40	(h + z) × i
Velutina × *O. murinella*.	1	142	54	(h + z) × i
O. murinella × *velutina*, 1. Gen.	1	69	52	i × (h + z)
O. nanella × *velutina*, 2. Gen.	1	14	0	i × h

Die Kreuzungen wurden 1907 und 1908, die Aussaaten 1908 und 1912 gemacht. Benutzt wurde für die drei ersteren die *Velutina* der ersten Generation, für die letztgenannte eine *Velutina* der zweiten Generation, welche sich dabei als nicht spaltbar herausstellte.

Diese Zahlen lehren, daß die *Alta*-Pangene in der *Velutina* aus dieser Kreuzung sich wie bei den MENDELschen Bastarden verhalten, und zwar sowohl im Blütenstaub wie in den Eizellen. Wir dürfen also folgern, daß auch diese Gruppe sich dem Schema der *Oen. rubrinervis* × *nanella* anschließt.

O. nanella × *Hookeri*. Diese Kreuzung verhält sich in allen Hinsichten wie die soeben beschriebene reziproke, doch wurde sie etwas ausführlicher studiert. Auch sind die aus ihr entstehenden drei Typen den reziproken durchaus gleich. Ich gebe wiederum zunächst den Stammbaum des ganzen Versuches:



Die zu diesem Versuch gehörenden Zahlen sind die folgenden:

	Kultur	Anzahl der Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	Zwerge %
O. nanella × *Hookeri* . .	1906/09	218	46	54	0
Laeta, 1. Gen.	1908	68	16	82	0
„ , 1. „	1911	106	38	62	0
„ , 2. „	1908	55	29	71	0
„ , 3. „	1912	55	70	30	0
Velutina, 1. Gen.	1908	118	0	84	16
„ , 1. „	1912	66	0	91	6
„ , 2. „	1908	47	0	87	13
„ , 2. „	1912	69	0	100	0
„ , 3. „	1912	64	0	91	9
„ , 3. „	1912	70	0	100	0
Velutina-nana, 1. Gen.[1] .	1908	150	0	0	100
„ „ , 2. „ [1] .	1912	130	0	0	100

[1]) Von den *Velutina*-Zwergen wurden die Samen von vier Individuen (je zwei aus derselben Generation) untersucht.

Die Zwerge waren ausnahmslos in allen übrigen Merkmalen *Velutina* und haben zumeist geblüht. Ebenso haben die meisten der aufgeführten *Laeta-* und *Velutina-*Pflanzen geblüht.

Auch hier sind die weiteren Versuche beschränkt und zwar namentlich durch die technische Schwierigkeit, daß die Zwerge anfangs nicht von der hohen *Velutina* zu unterscheiden sind. Ich führe die folgenden an:

Kreuzungen von hohen *Laeta* und von Zwergen aus *O. nanella* × *Hookeri*

Kreuzung	Anzahl der Indiv.	Zwerge %	*Alta-* Pangene
Laeta × *O. nanella*	185	9	1 × i
„ × „	246	3	1 × i
„ × „	238	9	1 × i
„ × *(nan.* × *Hook.)* Zwerg	182	17	1 × i
„ × „ × „ „	218	12	1 × i
O. nanella × *laeta*	64	9	i × 1
„ *(nan.* × *Hook.)* Zwerg × *Lamarckiana* .	145	42	i × 1
„ *Lamarckiana* × *(nan.* × *Hook.)* Zwerg	246	33	1 × i

Die Kreuzungen wurden 1907 gemacht, mit Ausnahme der fünften und sechsten (1908). Die Zählungen fanden 1908 bezw. 1909 statt. Sie bestätigen in ausreichender Weise, daß auch diese Verbindung, wie die drei übrigen, dem Schema von *O. rubrinervis* × *O. nanella* folgt.

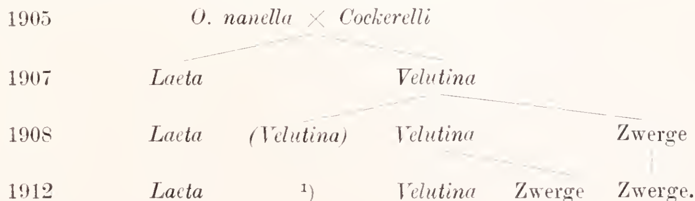
Unter den *Velutina*-Pflanzen der zweiten und dritten Generation gibt es solche, welche nach Selbstbefruchtung konstant bleiben, und andere, welche sich in ihrer Nachkommenschaft spalten. Die ersteren werden bei einer Kreuzung mit der *O. nanella* (Mutant aus *Lamarckiana*) sowie mit den Zwergen aus derselben Kreuzung (*O. nanella* × *Hookeri*) nur hohe Pflanzen liefern, welche im ersteren Fall teils *Laeta*, teils *Velutina* sein müssen, im zweiten aber nur *Velutina*. Die spaltungsfähigen *Velutina*-Pflanzen werden aber nach Kreuzung mit Zwergen teils wiederum solche geben. Die folgenden Versuche haben diese Erwartungen bestätigt.

Kreuzung von *Velutina* aus *O. nanella* × *Hookeri* mit Zwergen

Kreuzung	Anzahl der Mütter	Anzahl der Indiv.	Zwerge %
Velutina, 2. Gen. × *(Nan.* × *Hook.)* Zwerg . .	2	133	0
„ , 3. Gen. × *(* „ × „ *)* „ . .	1	69	0
„ , 3. Gen. × *O. nanella*	2	134	0
„ , 3. Gen. × *(Nan.* × *Hook.)* Zwerg . .	1	68	38
O. nanella × *Velutina*, 2. Gen.	1	52	52

Die Kreuzungen in der zweiten Generation wurden 1907, jene in der dritten Generation 1908 gemacht. Kulturen fast alle 1912. Im dritten Versuch bestanden die hohen Pflanzen aus 35 % *Laeta* und 65 % *Velutina*. Nahezu alle Exemplare in diesen fünf Versuchen haben geblüht.

O. nanella × *Cockerelli*. Diese Kreuzung habe ich im Sommer 1905 zwischen Exemplaren aus den aus Colorado erhaltenen Samen und meiner Rasse von *O. nanella* ausgeführt. Sie gab mir den folgenden Stammbaum:



[1]) Vergl. S. 231.

Die Zahlen dieses Stammbaumes waren die folgenden:

	Kultur	Anzahl der Mütter	Anzahl der Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	Zwerge %
O. nanella × *Cockerelli*	1907	1	117	35	65	0
„ × „	1908	1	59	42	58	0
Laeta, 1. Gen. 1907 . .	1908	1	120	100	0	0
„ 2. Geu. 1908 . .	1912	2	163	100	0	0
Velutina, 1. Gen. 1907 .	1908	1	119	0	51	49
„ 2. Geu. 1908 .	1912	1	118	0	49	51
„ 2. Gen. 1908 .	1912	1	123	0	52	48
Zwerge, 1908	1912	2	239	0	0	100

Die aus der *Velutina* abgespalteneu Zwerge trugen sämtlich zu gleicher Zeit die Merkmale dieser Form. Die *Laeta* und *Velutina* waren denen aus der reziproken Kreuzung, sowie deueu aus den entsprechenden Kreuzuugen von *O. Lamarckiana* durchaus gleich.

Behufs der Prüfuug der *Alta*-Paugene habe ich die folgenden Verbinduugen ausgeführt; die Bedeutuug der Abkürzuugen in der folgenden Tabelle ist die bereits wiederholt beuutzte (vergl. S. 112).

Kreuzuugen von *Laeta* nud *Velutina* aus *O. nanella* × *Cockerelli*

	Kreuzung	Anzahl der Indiv.	Zwerge %	*Alta*-Pangene
Laeta × *nanella*	1907	80	99	l × i
„ × „	1907	41	100	l × i
„ × „	1908	125	99	l × i
Velutina × *nanella*	1907	36	31	(h + z) × i
„ × „	1907	89	38	(h + z) × i
„ × *Cock.* Zwerg . . .	1908	180	58	(h + z) × i
Nanella × *Laeta*	1908	63	19	i × l
Murinella × *Laeta*	1907	23	73	i × l
Laeta × *Velutina*[1])	1908	58	81	l × (h + z)
Velutina × *Laeta*	1908	62	34	(h + z) × l

Wie mau sieht, bestätigen die mitgeteilten Zahlen die früherei Ergebnisse in ihren Hauptlinien. Es lag mir aber weseutlich daran, den Differenzpunkt zwischen dem *Rubrinervis*-Typus und dem *Muricata*-Schema zu prüfen, d. h. zu uutersuchen, ob der Blütenstaub der *Velutina* die *Alta*-Pangene inaktiv oder in Bastardverbindung enthält (vergl. oben S. 226). Bei der Kreuzung mit Zwergeu muß dieser im ersteren Fall offeubar nur Zwerge, im letzteren aber teils Zwerge und teils hohe Pflauzeu geben, vorausgesetzt, daß man als Väter die erste Generation bezw. die spaltbaren Individuen der zweiten gewählt hat. Ich erhielt die folgenden Zahlen:

	Kreuzung	Anzahl der Indiv.	Zwerge %	*Alta*-Paugene
O. nanella × *velutina* . . .	1907	45	76	i × (h + z)
„ × „ . . .	1908	29	69	i × (h + z)
O. murinella × „ . . .	1907	85	58	i × (h + z)
O. (nan. × *Cock.)* Zwerg × *velut.*	1908	54	85	i × (h + z)

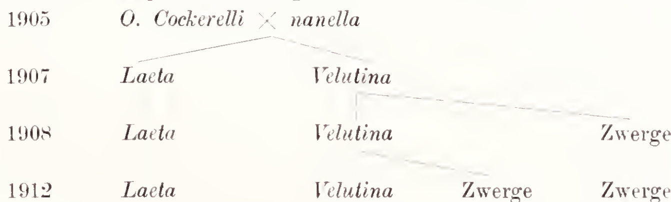
Die Befruchtung der Zwerge war in diesen Versuchen eine schwierige, uud die Ernte sowie die Aussaat dementsprecheud klein. Dennoch war die Spaltung unzweifelhaft, und enthält somit der Pollen von *O. (nanella* × *Cockerelli) velutina* die beideu antagonistischen Paugene in Bastardverbindung.

Hieraus darf man folgern, daß im Stammbaum (S. 229) neben spaltenden *Velutina*-Pflanzen auch nicht spaltende vorkommen müssen. Tatsächlich habe ich diese im Haupt-

[1]) Vergl. die folgende Seite.

versuch noch nicht gefunden, wohl aber in einer Wiederholung, zu der ich die gesunde und deshalb kräftige Zwergform von *O. nanella* × *biennis* benutzte, welche ich unten (§ 8, S. 239) als *Semi-alta* beschreiben werde. Kreuzt man diese mit *O. Cockerelli*, so darf man erwarten, daß die heterogamen Eigenschaften der *O. biennis* ausgeschaltet werden werden, und daß somit *O. (nanella* × *biennis)* × *Cockerelli* = *O. nanella* × *Cockerelli* sein wird. Dieses traf auch tatsächlich zu, nur erhielt ich aus der 1910 gemachten Kreuzung ausschließlich die *Velutina* (70 Expl. in 1911 und 69 Expl. in 1912). Von den ersteren wurden zwei Exemplare, welche in der Farbe der Nerven und sonstigen untergeordneten Merkmalen kleine Verschiedenheiten zeigten, für die Selbstbefruchtung ausgewählt. Das eine gab unter 77 Kindern nur einen einzigen Typus: die *Velutina*; das andere erzeugte aber 86 Kinder, von denen 27, oder 31 %, Zwerge waren. Sowohl diese als die hohen Exemplare führten im übrigen die Merkmale der *Velutina*. Die oben gemachte Folgerung fand somit ihre Bestätigung und berechtigt zu der Aufführung nicht spaltender *Velutina*-Pflanzen, in Klammern im Stammbaum auf S. 229, und damit zu der Folgerung, daß *O. Cockerelli* sich hier, als isogame Art, dem Typus der oben für *O. rubrinervis* beschriebenen Kreuzung anschließt.

O. Cockerelli × *nanella.* Auch diese Kreuzung habe ich im Sommer 1905 zwischen einem Exemplare der aus den Colorado-Samen erzogenen Gruppe und meiner damaligen Rasse von *O. nanella* ausgeführt. Ich habe die Nachkommen durch drei Generationen studiert und mit ihnen die unten zu besprechenden weiteren Kreuzungen gemacht. Sie bestätigen das für die reziproke Kreuzung Gefundene. Der Stammbaum war der folgende:



Die Verhältnisse, in denen diese Typen auftraten, fügten sich in ausreichender Weise der Regel:

	Kultur	Anzahl der Mütter	Anzahl der Kinder	*Laeta* %	*Velutina* %	Zwerge
O. Cockerelli × *nanella* . . .	1907	1	54	65	35	0
„ „ × „ . . .	1908	1	79	58	42	0
Laeta, 1. Generation 1907 .	1908	1	80	100	0	0
„ , 2. „ 1908 .	1912	2	234	100	0	0
Velutina, 1. „ 1907 .	1908	1	79	0	41	59
„ , 2. „ 1908 .	1912	1	123	0	18	82
„ , 2. „ 1908 .	1912	1	129	0	29	71
Zwerge, 1. „ 1908 .	1912	2	242	0	0	100

Die Zwerge entstanden somit alle aus der *Velutina*; sie führten sowohl in der ersten wie in der zweiten Generation nebenbei, wie zu erwarten war, die Merkmale dieses Zwillings.

Für die Prüfung des Zustandes der *Alta*-Pangene in diesen Zwillingen habe ich sie teils mit der reinen *O. nanella*, teils mit den *O. murinella*-Zwergen und teils untereinander gekreuzt. Die dabei erhaltenen Zahlen bestätigen das bereits früher Gefundene:

Kreuzungen von *Laeta* und *Velutina* aus *O. Cockerelli* × *nanella*

A. Prüfung der Eizellen

	Kreuzung	Mütter	Anzahl der Indiv.	Zwerge %	*Alta*-Pangene[1])
Laeta × *nanella* . . .	1907	2	247	15	1 × i
„ × *murinella* . . .	1907	1	111	57	1 × i

[1]) Für die Berechnung der zu erwartenden Spaltungen vergleiche das in § 2 für *O. rubrinervis* × *nanella* Angegebene.

	Kreuzung	Mütter	Anzahl der Indiv.	Zwerge %	*Alta*-Pangene
Velutina × *nanella* . . .	1907	2	367	59	(h + z) × i
„ × *murinella* . .	1907	1	154	70	(h + z) × i
„ × *Cock.* Zwerg[1]	1908	1	153	58	(h + z) × i
		Zusammen	1032	52	
	B. Prüfung des Blütenstaubs				
O. nanella × *laeta* . .	1907	1	12	100	i × l
„ *murinella* × *laeta* . .	1907	2	187	100	i × l
„ *nanella* × *velutina* .	1908	2	114	100	i × (h + z)
	C. Reziproke Kreuzungen				
Laeta × *velutina* . . .	1908	1	61	31	l × (h + z)
Velutina × *laeta*	1908	1	58	33	(h + z) × l

In der Gruppe B weicht der Befund für die *Laeta*-Kreuzung in derselben Weise von der Erwartung ab, wie bei *O. (muricata* × *nanella) laeta* (vergl. oben S. 223). Die Zwerge waren hier sämtlich *Laeta-nanella,* während diejenigen aus der *Velutina*-Kreuzung teils die Merkmale der *Laeta,* teils diejenigen der *Velutina* führten. Auch die aus den reziproken Kreuzungen erhaltenen Zwerge waren sämtlich *Laeta-nanella.*

Im allgemeinen bestätigen diese Zahlen, wenn auch nicht in vollständiger Weise, die bei der Kreuzung mit *O. rubrinervis* erhaltenen Resultate.

Somit darf das *Rubrinervis*-Schema als gültig für die beiden hier untersuchten isogamen Arten betrachtet werden.

§ 5. *Laeta*-Spaltung in *Oenothera nanella* durch heterogame Arten

Von heterogamen *Laeta*-spaltenden Arten habe ich außer *O. muricata* noch *O. biennis* und *O. biennis Chicago* mit meiner Zwergrasse gekreuzt. Aber mit sehr verschiedenem Erfolg. Die Kulturen der *Biennis*-Bastarde sind schwierige, da sie *Biennis* und somit den schwachen *Conica*-Typus (S. 71) zur Mutter haben; die Pflanzen sind schwach, geben nur eine geringe Ernte und die Kulturen sind dementsprechend klein. *O. biennis Chicago* verhält sich in diesen Beziehungen besser, spaltet aber die Zwerge nicht oder in sehr geringer Zahl ab.

Oen. biennis × *nanella* verhält sich genau so wie *O. muricata* × *nanella.* Im Sommer 1907 befruchtete ich zwei Exemplare von *O. biennis* mit dem Staub der *Nanella* aus meiner damaligen reinen Rasse, eins mit *Nanella* aus *O. lata* × *nanella* und eins mit einem Zwerge aus *O. nanella* × *brevistylis.* Ich prüfte die Kulturen im Juni 1908 auf Zwerge und ließ sich dann einige Exemplare bis zur Blüte bezw. als Rosetten von Wurzelblättern völlig entwickeln. Ich erhielt die folgenden Zahlen:

O. biennis × *nanella*	Anzahl der Indiv.	Zwerge	Blüh. und zweijährig *Laeta*	*Velutina*
Aus der reinen Rasse	140	0	11	33
Aus *lata* × *nanella*	160	0	2	16
Aus *nanella* × *brevistylis* . . .	65	0	2	16

Aus der erstgenannten Kultur erzog ich dann zwei weitere Generationen und erhielt den folgenden Stammbaum:

[1]) *Cock.* Zwerg = *O. (Cockerelli* × *nanella) velutina*-Zwerg, im Stammbaum S. 231 für 1908 erwähnt.

1907	*O. biennis* × *nanella*		
1. Gen. 1908	*Laeta*	*Velutina*	
2. Gen. 1909	*Laeta*	*Velutina*	Zwerge
3. Gen. 1911	*Laeta*	*Velutina*	Zwerge

Dieser Stammbaum läuft dem S. 219 gegebenen völlig parallel. Leider umfaßt er nur wenige Exemplare, da ja sowohl die gekreuzten Blüten wie auch die Bastarde nur sehr spärlichen Samen bringen. Von der *Laeta* hatte ich in der zweiten und dritten Generation 32 bezw. 23 Pflanzen, von denen 15 und 23 geblüht haben. Sie waren in jeder Beziehung den gleichzeitig kultivierten Pflanzen von *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* durchaus gleich. Die *Velutina* umfaßte 1909: 20 hohe Pflanzen und 18 Zwerge, von denen 7 hohe 1909 und 4 Zwerge im folgenden Jahre geblüht haben. Die dritte Generation wies 15 hohe Pflanzen und 2 Zwerge auf; die hohen haben alle geblüht, die Zwerge blieben wiederum Rosetten. Die hohen sind der *Velutina* aus *O. biennis × Lamarckiana* gleich; die Zwerge bilden eine eigene Form, welche dem weichen, leicht durchfaulenden *Conica*-Typus (S. 46 u. 69) angehört. Ihre Rosetten sind dicht beblättert, mit langen, rinnigen, mehr oder weniger filzigen, dunkelgrünen Blättern und durchaus gesund; ihre Stengel erreichen die doppelte Höhe der *O. murinella*, sind saftig und weich, dicht beblättert und rinnig; ihre Blüten und Früchte gleichen denen der *Velutina*.

Um den Zustand der *Alta*-Pangene in diesem Stammbaume zu prüfen, habe ich die *Laeta* und *Velutina* teils unter sich, teils mit *O. nanella* aus meiner reinen Rasse gekreuzt (1909, Kulturen 1910 und 1912). Aus jeder der vier ersten Kreuzungen erzog ich 70 Kinder bis in den Sommer und Herbst; aus den beiden letzteren nur 53 bezw. 52 Exemplare. Sie gaben alle fast nur Zwerge und diese waren ausnahmslos *Laeta*-Zwerge, denn solche mit rinnigen und filzigen Blättern und *Velutina*-Blütenrispen fehlten durchaus. Es deutet dieses wiederum auf eine Assoziation hin. Ich füge die Erwartungen zu, wie sie aus dem S. 219 u. 224 für *O. muricata* × *nanella* gegebenen Schema abgeleitet werden können; sie lassen alle auf eine Spaltung schließen.

Kreuzungen von *Laeta* und *Velutina* aus *O. biennis* × *nanella*

	Laeta-Zwerge %	Hohe *Laeta* %	Hohe *Velutina* %	Berechnet[1])
Laeta × *O. nanella* .	97	0	3	l × i
Velutina × „ „ .	96	0	1	(h + z) × i
Laeta × *velutina* . .	96	0	4	l × i
Velutina × *laeta* . . .	96	4	0	(h + z) × l
O. nanella × „ . . .	100	0	0	i × l
„ „ × *velutina* . .	100	0	0	i × (h + z)

Diese Zahlen berechtigen uns zu dem Ausspruch, daß hier in den Hauptlinien dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei *O. muricata* × *nanella*, trotzdem der Gehalt an Zwergen hier auffallend hoch ist, und bei geringem Umfange deshalb ausschließlich Zwerge auftreten können[2]).

O. nanella × *biennis Chicago*. Diese Kreuzung habe ich 1905 gemacht und 1911 wiederholt. Die erstere gab 41 % *Laeta* und 59 % *Velutina* (S. 124), die letztere auf 270 Pflanzen von 2 Müttern 44 % *Laeta* und 56 % *Velutina*. Zwerge entstanden nicht. Aus der ersten Kreuzung habe ich 3 weitere Generationen von *Laeta* kultiviert mit 60, 84 und 124 Exemplaren, und gleichfalls 3 von der *Velutina* mit 45, 195 und 60 Indi-

[1]) l = labil, i = inaktiv; (h + z) = hohe Statur und Zwergmerkmale in Bastard-Verbindung (vergl. S. 225 u. 226).

[2]) Vergl. z. B. die entsprechenden Werte für *O. Cockerelli* × *nanella*, welche im Mittel 52 % waren (S. 232).

viduen. Auch in diesen entstanden keine Zwerge. Darauf habe ich *O. nanella* × *biennis* mit *O. biennis Chicago* befruchtet (1910), in der Erwartung, daß die Merkmale der *Biennis* nach den Regeln der sesquireziproken Kreuzungen heterogamer Arten ausgeschaltet werden würden. Solches war auch tatsächlich der Fall, allein es wurde außerdem die *Laeta* unterdrückt und es entstanden nur hohe *Velutina*. Von diesen erzog ich 60 Exemplare bis zur Blüte (1911): sie waren in jeder Hinsicht der *O. (Lam.* × *bienn. Chic.) velutina* gleich. Von zwei Individuen säte ich die rein befruchteten Samen und erhielt 1912 unter 250 *Velutina*-Pflanzen nur 2 Zwerge, welche sich schon in frühester Jugend durch den gedrungenen Bau ihrer Rosetten verrieten und im Juni und Juli bei der Stengelbildung sehr niedrig blieben und die ganze Tracht der Zwerge annahmen. Im Bau der Blätter waren sie zwischen ihren beiden Eltern intermediär.

Um sicher zu sein, daß dieses auf eine Spaltbarkeit weisen würde, hatte ich bereits vorher (1908) die *O. (nanella* × *biennis Chicago) velutina* mit *O. nanella* befruchtet. Es war dabei eine Spaltung eingetreten, indem auf 160 Exemplare 19% *Laeta*, 52% *Velutina* und 29% Zwerge gezählt wurden.

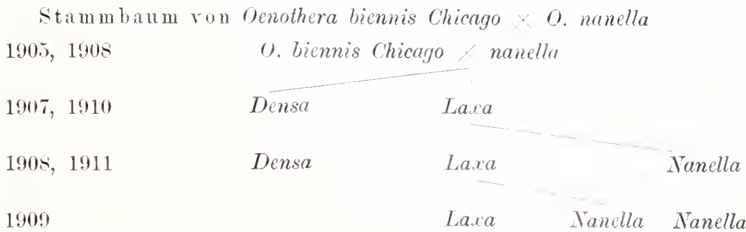
§ 6. *Laxa*-Spaltung mit Abspaltung von Zwergen

Wie wir früher gesehen haben, sind *Oenothera cruciata Nutt* und *O. biennis Chicago* heterogame Arten, deren weiblicher Sexualtypus breitblättrig ist (Abschn. III, Kap. II, S. 83) und die *O. Lamarckiana* nicht in *Laeta* und *Velutina*, sondern in *Laxa* und *Densa* spaltet (S. 144). Genau dieselbe Spaltung tritt ein, wenn man sie statt mit dem Blütenstaub der *Lamarckiana* mit demjenigen der *O. nanella* befruchtet. Die beiden Zwillinge haben dann dieselben Eigenschaften wie die früher beschriebenen, sie sind auf keiner Entwicklungsstufe von ihnen zu unterscheiden. Für ihre Beschreibung verweise ich daher auf den zitierten Abschnitt.

Es lag mir daran, zu untersuchen, ob unter diesen Zwillingen wiederum eine Abspaltung von Zwergen stattfinden, und welchen Regeln diese folgen würde. Ich habe sie deshalb in selbstbefruchteten Linien durch einige Generationen weiter kultiviert, und einige Kreuzungen der erhaltenen Bastarde mit Zwergen gemacht. Es stellte sich heraus, daß sie sich dabei genau so verhalten wie die Nachkommen der *Oen. muricata* × *nanella* und somit dem oben für diese Gruppe S. 219 gegebenen Schema folgen. Die beiden genannten Arten stellen sich auch hier als heterogame den isogamen, und namentlich der *O. rubrinervis* (Schema S. 215) gegenüber. Es verhält sich dabei die *Densa* wie die *Laeta*, indem sie keine Zwerge abspaltet, und die *Laxa* wie die *Velutina*, indem ihre Eizellen sich wie Bastarde verhalten, ihr Blütenstaub aber dieselben erblichen Eigenschaften hat wie die Zwerge aus demselben Stammbaum. Es gehen diese Folgerungen aus den Verhältniszahlen der Hauptversuche klar hervor, und somit habe ich nur wenige weitere Kreuzungen zu ihrer Bestätigung gemacht.

Oenothera biennis Chicago × *O. nanella*. Diese Kreuzung habe ich 1905 und 1908 gemacht, und in beiden Versuchen die Nachkommen mittels Selbstbefruchtung weiter gezogen. Ich habe diese Zuchten in dem folgenden Stammbaum zu einer einzigen Gruppe zusammengestellt; die Beteiligung der beiden Kulturen wird sich aber aus der ihr folgenden Tabelle ergeben.

Stammbaum von *Oenothera biennis Chicago* × *O. nanella*



Es gehören hierzu die untenstehenden Ziffern.

		Ernte	Kultur	Anzahl d. Indiv.	*Densa* %	*Laxa* %	*Atra* %	*Nanella* %
O. biennis Chicago × *nanella*		1908	1910	80	2	96	0	0
Laxa	1. Gen.	1907	1908	112	0	59	—[1]	41
„	1. Gen. (4 Mütter)	1907	1908	215	0	75	—[1]	25
„	1. Gen.	1910	1911	96	0	69	—[1]	31
„	1. Gen.	1910	1912	60	0	46	13	41
„	2. Gen.	1908	1909	56	0	80	—[1]	20
Densa	1. Gen.	1910	1911	120	100	0	0	0
Nanella	1. Gen.	1908	1909	60	0	0	0	100
„	1. Gen. (3 Mütter)	1911	1912	238	0	0	0	100

Zu diesen Zahlen ist zu bemerken, daß die von der *Laxa* abgespaltene *Atra* nur 1912 besonders gezählt wurden. Von der ersten Generation der *Laxa* sind im ganzen sechs Individuen untersucht worden, welche alle die Abspaltung von Zwergen aufwiesen. Es ist daher anzunehmen, daß alle *Laxa*-Individuen sich in dieser Beziehung gleich verhalten würden, wie es ja auch der heterogamen Natur der *O. biennis Chicago* entspricht. Ferner ist zu erwähnen, daß in der ersten Generation in 1910 neben den erwähnten Zwillingen Exemplare von *Velutina* auftraten, wie wir solche auch bei den analogen Kreuzungen von *O. Lamarckiana* und *O. rubrinervis* gesehen haben (S. 151 und Abschnitt V Kap. I, § 3).

Von den *Densa*-Exemplaren haben 25 geblüht, von der zweiten Generation der Zwerge 30 + 200; alle waren ihrem Typus treu. Auch in den *Laxa*-Kulturen habe ich stets eine Anzahl von hohen Pflanzen und von Zwergen zur Blüte gelangen lassen. Die Kulturen stammten von je einer Mutter mit Ausnahme von Nr. 3 und Nr. 9, welche, wie bereits bemerkt, die getrennt gesäten Samen von vier bezw. drei Müttern umfaßten; die dabei erhaltenen Einzelzahlen wichen aber nicht in nennenswerter Weise voneinander ab. Die Zwerge in diesen Kulturen bilden einen eigenen Typus, dessen Belaubung die Merkmale der hohen *Laxa* wiederholt, dessen Blüten auffallend klein, zusammen mit dem Ovar gemessen meist nur 1,5—2 cm lang sind. Sie sind bisweilen sehr schwach und fallen bei ungenügender Düngung derselben Krankheit anheim, welche ich oben (S. 210 bis 212) für die reine *O. nanella* beschrieben habe. Im Sommer 1912 waren sie aber, nach Düngung mit Kalkphosphat, kräftig und reich verzweigt, und erreichten im August etwa 50 cm Höhe[2].

Die *Laxa* spaltet somit 20—41 %, im Mittel etwa 30 % Zwerge ab. Diese Zahl würde allerdings besser der Formel $(h + z)^2 = 25\,\%$ Zw. als derjenigen $(h + z) \times$ Zw. $= 50\,\%$ Zw. entsprechen, doch ist hervorzuheben, daß die prozentischen Verhältnisse auch sonst häufig durch unbekannte Ursachen beträchtlich herabgesetzt werden. Es muß deshalb die Entscheidung den weiteren Kreuzungen überlassen werden.

Von diesen habe ich die folgenden 1907 und 1908 angestellt:

---

[1]) *Atra* mit *Laxa* zusammen gezählt.
[2]) Vergl. S. 213.

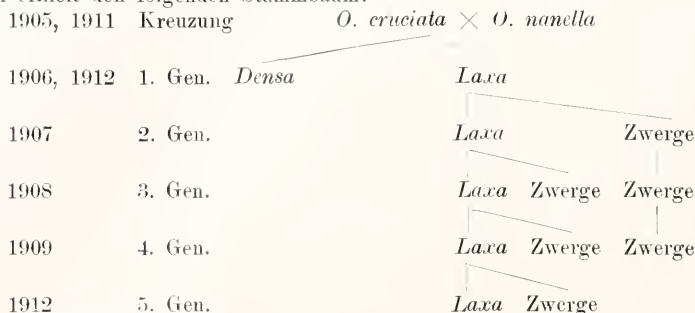
Kreuzungen von *Oenothera (biennis Chicago × nanella) laxa* mit Zwergen.

	Anzahl der Individuen	Zwerge %
Laxa, 1. Gen. × *O. nanella*.	61	41
„ 1. Gen. × „	91	37
„ 2. Gen. × „	198	47
O. murinella × *Laxa* 1. Gen.	30	100

Jeder Versuch umfaßte die Nachkommen nur einer Mutter. Wie man sieht, kann der Blütenstaub der *Laxa* durch denjenigen der Zwerge ersetzt werden, bezw. selbst den Zwergstaub ersetzen, ohne das Ergebnis wesentlich zu ändern. Nur nähern sich die prozentischen Zahlen jetzt dem erwarteten Werte $(h + z) \times z = 50\%$ Zwerge weit besser. Der zuletzt erwähnte Versuch aber beweist unmittelbar, daß der Blütenstaub der hohen *Laxa* die *Alta*-Pangene in demselben inaktiven Zustande enthält wie der Staub der Zwerge.

Oenothera cruciata × *nanella*. Diese Kreuzung habe ich 1905 gemacht. Die dabei auftretenden Bastardtypen *Laxa* und *Densa* waren denen aus der analogen Kreuzung mit *O. Lamarckiana* durchaus gleich, auch in bezug auf die Blüten.

Ich erhielt den folgenden Stammbaum:



Die in üblicher Weise zu diesen Versuchen gehörenden Zahlen sind die folgenden:

	Kultur	Anzahl d. Individ.	*Densa* %	*Laxa*[1]) %	Zwerge %
O. cruciata × *nanella*	1911	113	30	70	0
Laxa 1. Gen. (2 M.)	1908	287	0	49	51
„ 2. „	1908	240	0	47	53
„ 3. „	1909	60	0	63	37
„ 4. „	1912	70	0	64	36
Zwerge 1. Gen.	1909	79	0	0	100
„ 2. Gen.	1912	132	0	0	100

Die hohen Pflanzen sowohl wie die Zwerge blühten in diesen Kulturen teils mit herzförmigen, teils mit linealischen Blumenblättern, und zwar so, daß jedesmal eine Form für die ganze Pflanze die ausschließliche war.

Die Zwerge waren mit Ausnahme der Statur gebaut wie die *Laxa* mit dichtem dunkelgrünem Laube und reich verzweigt; sie waren ebenso hoch wie die reine *O. nanella*, bildeten dieser gegenüber aber einen eigenen Typus. In jeder Kultur ließ ich eine gewisse Anzahl von ihnen zur Blüte gelangen, es war aber stets sehr schwer selbstbefruchteten Samen zu bekommen.

Ersetzt man den Blütenstaub der *Laxa* durch denjenigen der Zwerge oder umgekehrt, so wird am Ergebnis nichts geändert:

	Kultur	Anzahl der Individ.	Zwerge %
O. laxa × *O. nanella* . .	1908	132	50
O. nanella × *O. laxa* . .	1909	23	100

[1]) *Atra*-Pflanzen, wie sie in der analogen Kreuzung *O. cruciata* × *Lamarckiana* aus der *Laxa* entstehen, konnte ich hier nicht mit Sicherheit bestimmen.

Der Staub der hohen Pflanzen hat somit die üblichen Eigenschaften der Zwerge.

Kreuzt man die *Laxa* aber mit einer Pflanze, deren Blütenstaub die *Alta*-Pangene im labilen Zustande enthält, so tritt Spaltung ein, und dieses beweist, daß diese Pangene im weiblichen Sexualtypus der *Laxa* selbst nicht labil sind. Und daraus geht dann weiter hervor, daß sie sich in der Bastardverbindung (h + z) vorfinden. Ich fand:

	Kultur	Anzahl d. Individ.	Zwerge %
(Cr. × N.) laxa × *O. nan. × cruc.*	1909	58	73
" × *O. (muricata × nanella) laeta*	1909	27	67

Zusammenfassend dürfen wir somit folgern, daß in den Kreuzungen von *O. biennis Chicago* und von *O. cruciata* mit dem Blütenstaub der *O. nanella* die Spaltungen der *Laxa* darauf beruhen, daß sie die betreffenden Pangene in den Eizellen in der Bastardverbindung (h + z), im Blütenstaub aber im inaktiven Zustande enthalten. Dieses stimmt mit dem Verhalten der *Velutina* aus *Oen. muricata* × *nanella* völlig überein. Übrigens enthält *O. nanella* die *Laxa*-Pangene in demselben labilen Zustand wie *O. Lamarckiana*.



Fig. 97
Oen. (cruciata × nanella) laxa-Zwerg.

§ 7. *Oenothera hybrida gracilis* aus *Oenothera nanella*

Die Schwierigkeiten, welche sich beim Studium von *Oenothera Lamarckiana* × *cruciata* geltend machen, wiederholen sich hier. Weitaus die meisten Keimlinge aus den gekreuzten Samen sind gelb und sterben früh ab, andere sind bunt und sterben zum Teil später und nur wenige sind schwachbunt oder völlig grün und stark genug, um zu blühen und Samen zu tragen. Bei der namhaft gemachten Kreuzung tritt als Bastard *O. gracilis* auf. In meinen Kreuzungen von *Oen. nanella* war dasselbe der Fall. Von dieser *Gracilis* habe ich dann festgestellt, daß sie in den aufeinanderfolgenden Generationen konstant ist, daß aber sowohl ihre Eizellen wie auch ihr Pollen die Statureigenschaft im labilen Zustande enthalten, da beide sich bei der Kreuzung mit Zwergen spalten. In der ersten Generation entstehen aber keine Zwerge, die *Alta*-Pangene sind somit in der *O. cruciata* aktiv, und die labilen gehen hier also wiederum aus der Zusammenwirkung von aktiven und inaktiven hervor.

Die Kreuzung habe ich 1905 gemacht auf zwei Exemplaren meiner damaligen Rasse von *O. nanella* und dann den Versuch während vier Generationen fortgesetzt. In der ersten Generation waren 3 Pflanzen grün, 37 bunt und 160 starben als gelbe Keime. Ich säte nur von den grünen und seitdem ist die Rasse rein grün geblieben. Die Bastarde hatten ausnahmslos herzförmige Petalen und haben meist während 1—2 Monate geblüht; die linealischen Petalen des Vaters fehlten hier infolge der anfäng-

lichen Auswahl stets, wie solches ja auch mehrfach bei den *Gracilis* aus *O. Lamarckiana* × *cruciata* der Fall war. Meine Kulturen hatten den folgenden Umfang:

Gracilis-Rasse aus *Oenothera nanella* × *cruciata*

Kreuzung 1905

	Anzahl der Individ.	Zwerge	Blühende Exempl.
1. Generation 1907	200	0	19
2. Generation 1908	410	0	40
3. Generation 1909	59	0	11
4. Generation 1912	116	0	—



Fig. 98
O. (nanella × *biennis)* × *cruciata*
Eine rein grüne Pflanze vom *Gracilis*-Typus, Aug. 1911.

Die *Gracilis*-Pflanzen waren denen der *O. Lamarckiana cruciata* in allen Hinsichten gleich, in den späteren Generationen wegen der Auswahl stets völlig grün und sehr kräftig.

Diese *Gracilis* habe ich mehrfach mit *Oen. nanella* gekreuzt. Es entstanden dabei neben hohen *Gracilis*-Individuen stets Zwerge, wie die folgende Übersicht lehrt:

		Kreuzung	Anzahl d. Indiv.	*Gracilis* %	Zwerge %
1. Gen.	*Gracilis* × *Nanella* . .	1907	150	68	32
2. Gen.	„ × „ . .	1908	63	41	59
2. Gen.	„ × „ . .	1908	79	60	40
3. Gen.	„ × „ . .	1909	111	35	65
	Zusammen	—	403	51	49
2. Gen.	*Nanella* × *Gracilis* . .	1908	37	70	30

Die Zwerge in diesen Versuchen hatten im übrigen den Typus der hohen *Gracilis.*

In Verbindung mit der Erfahrung, daß die *Gracilis* bei Selbstbefruchtung konstant sind, geht aus diesen Zahlen hervor, daß ihre *Alta*-Pangene sich beiderseits im labilen Zustande befinden.

Diese Erfahrung habe ich dann für eine nähere Prüfung des im vorigen Paragraphen behandelten Ergebnisses benutzt, daß der Blütenstaub des reziproken Bastardes Zwergeigenschaften hat. Ich befruchtete dazu die *Gracilis* mit diesem Staube und zur Kontrolle auch mit dem Staub der Zwerge aus der reziproken Verbindung.

Dabei enthielt ich die folgenden Zahlen:

	Kreuzung	Anzahl d. Indiv.	Zwerge %
(Nan. × cruc.) gracilis × (cruc. × nan.) laxa.	1908	57	66
„ × „ Zwerg.	1909	112	82

Beide Verbindungen entsprechen der Formel labil × inaktiv, und die Zahlen bestätigen somit das früher gefundene.

Den Hauptversuch habe ich mit der im nächsten Paragraphen zu beschreibenden *Semi-alta*-Zwergrasse aus *O. nanella* × *O. biennis* wiederholt. Wegen der Heterogamie der *O. biennis* darf man erwarten, daß diese aus der ternären Kreuzung ausgeschaltet wird, und daß somit *O. (nanella × biennis) × cruciata* sich genau so verhalten wird wie *O. nanella × cruciata.* Dieses war tatsächlich der Fall, denn auch jetzt trat nur *Gracilis* auf und zwar wiederum in grünen, bunten und gelblichen Exemplaren. Es kamen auf 84 Exemplare 15 grüne (1911). Von diesen wurden vier rein befruchtet; sie gaben 1912 zusammen 500 Kinder, welche ausnahmslos grüne *Gracilis* waren.

Unsere Fig. 98 stellt somit den *Gracilis*-Typus dar, wie er allen Bastarden von *O. nanella × cruciata* und *O. (nanella × biennis) × cruciata* gemeinschaftlich war, sofern sie rein grün waren. Ihre Petalen waren stets herzförmig.

§ 8. Das *Alta*-Pangen in *Oenothera biennis*

Während sonst die älteren Arten bei ihren Kreuzungen mit *Oenothera nanella* in der ersten Generation niemals Zwerge abspalten, und dieses auch für den weiblichen Sexualtypus von *O. biennis* gilt, verhält sich der Blütenstaub dieser Art anders, ja fast genau entgegengesetzt. Außerdem tritt dabei eine andere, ganz unerwartete Spaltung auf.

Die Kreuzung gab mir entweder einige hohe Pflanzen nebst zahlreichen schwachen der Krankheit stark ausgesetzten Zwergen, oder nur Zwerge, diese aber teils sehr krank, teils gesund und kräftig. Die hohen Pflanzen hatten denselben Bau und dieselben Eigenschaften wie *O. Lamarckiana × biennis* (S. 157) und die Zwerge trugen im übrigen gleichfalls diese Merkmale, namentlich die schmalen, glatten, oft rotnervigen Blätter und die kleinen sich selbst bestäubenden Blüten.

Die Spaltung in hohe und niedrige Nachkommen zeigt an, daß die *Alta*-Pangene im männlichen Sexualtypus der *O. biennis* im labilen Zustande liegen, und die Konstanz dieser heterogamen Art beruht somit

in diesem Punkte auf der alljährlichen Verbindung des weiblichen Typus mit seinen aktiven Staturpangenen mit den labilen Antagonisten des männlichen Typus.

Die erste Kreuzung habe ich 1898 gemacht. Ich erzog die Nachkommen dreier gekreuzten Zwerge und erhielt 96, 96 und 97 % Zwerge nebst 4—4 und 3 % hohen Pflanzen. Diese waren von der Gestalt des soeben zitierten Bastardes, erreichten während der Blüte über einen Meter an Höhe, und blühten ebenso reichlich wie die väterliche



Fig. 99
Oenothera nanella × *biennis*, Zwergrasse.
Ganzes, stark verzweigtes, gesundes und typisches Exemplar bei voller Blüte. Ende Juli, 1911.

Art, von der sie äußerlich nur wenig verschieden waren. Die übrigen Pflanzen waren Zwerge mit *Biennis*-Blüten und *Biennis*-Blättern, schwach und niedrig, bei 10 cm Höhe blühend und sich nachher nur wenig verlängernd. Einen Teil befruchtete ich mit dem eigenen Staub, um die zweite Generation zu prüfen; diese war für beide Typen einförmig und der Mutter gleich. Die ursprüngliche Kreuzung habe ich dann 1911 auf vier Zwergen wiederholt, bekam jetzt aber nur 2 hohe Pflanzen vom Typus *Lamarckiana* × *biennis* zwischen ungefähr 500 Zwergen. Letztere hatten denselben Bau wie im erstgenannten Versuch.

Der Umfang meiner Kulturen war der folgende[1]):

Nachkommen von *Oenothera nanella* × *biennis*. Kreuzung 1898.

	Kultur	Anzahl d. Individ.	Hohe Ex. %	Zwerge %	Blühende Ex.
O. nanella × *biennis*	1899	250	4	96	9 *bi.* + 30 *na.*
" × "	1912	500	0,4	99,6	—
1. Gen., Zwerge . . .	1900	185	0	100	—
1. Gen., hohe Exemplare	1900	12	100	0	12
1. Gen., " "	1907—1908	50	100	0	37

Die Samen der Zwerge entnahm ich sechs Pflanzen, sie gaben ausnahmslos Zwerge. Von den hohen Exemplaren wurden in dieser Weise drei geprüft.

Aus diesen Verhältnissen darf man folgern, daß die *Alta*-Pangene in diesen Zwergen beiderseits inaktiv und im Blütenstaub der hohen Exemplare wohl ebenso labil sind wie in der Art selbst. Um zu erfahren, wie sie sich im weiblichen Sexualtypus der hohen Bastarde vorfinden, habe ich diese 1907 mit *O. nanella* befruchtet. Ich erhielt aus zwei Müttern 65 + 46 = 111 Nachkommen, unter denen 2 + 1 = 3 hohe Pflanzen und sonst nur Zwerge waren. Also etwa 97% Zwerge oder dasselbe auffallende Verhältnis wie bei der ursprünglichen (aber reziproken) Kreuzung. Man sieht hieraus, daß die fraglichen Pangene auch im weiblichen Sexualtypus, also beiderseits, labil sind.

Eine gute Bestätigung für den labilen Zustand der *Alta*-Pangene in der männlichen *O. biennis* gibt die Kreuzung *O. (muricata* × *nanella) velutina* × *biennis*, welche ich 1907 gemacht habe. Sie gab 75% Zwerge und 25% hohe Pflanzen, alle vom Typus *Lamarckiana* × *biennis* (auf 45 Ex.). Die Formel war offenbar (h + z) × labil, sonst hätte in Verbindung mit den bereits beschriebenen Tatsachen keine Spaltung zwischen zwei Eltern hoher Statur eintreten können.



Fig. 100
Oenothera nanella × *biennis*.
Die beiden Zwergtypen *Semi-alta* und *Debilis*, zweite Generation, Sept. 1909.

Die Kreuzung *O. nanella* × *biennis* habe ich 1907 wiederholt. Hier fehlten die hohen Pflanzen in der ersten Generation, dafür trat aber eine Zwergform auf, welche der *Nanella*-Krankheit (s. S. 210) fast gar nicht ausgesetzt war, und aus fast durchaus gesunden sehr kräftigen reichlich blühenden und samentragenden Pflanzen bestand. Der Unterschied zwischen ihnen und den schwachen kränklichen Zwergen war auffallend groß, und Übergänge gab es nicht. Beide Typen zeigten sich nachher samenfest und sollen deshalb mit besonderen Namen belegt werden. Ich nenne die schwachen Zwerge

[1]) Vergl. Die Mutations-Theorie Bd. II S. 476 und S. 481. Der Typus wurde dort vorläufig mit *O. biennis* verglichen, stellte sich aber bei der genaueren Untersuchung der Nachkommen in 1907 und 1908 als der *O. Lamarckiana* × *biennis* gleich heraus.

Debilis, die starken Zwerge aber *Semi-alta*, da sie am Schluß der Blütenperiode etwa die halbe Höhe gewöhnlicher *Biennis*-Pflanzen erreichen. Bereits im Juni sind die Blätter der letzteren doppelt so groß wie diejenigen der ersteren; bei der *Debilis* haben sie die breiten Füße, welche die Krankheit anzeigen, bei der *Semi-alta* sind sie am Grunde verschmälert. Im September, als sie völlig verblüht waren, erreichten die einen 15—30 cm, die anderen 60—70 cm an Höhe. Alle hatten im übrigen die Merkmale der *O. Lamarckiana* × *biennis.*



Fig. 101
Oenothera (nanella × biennis) × nanella.
Eine gesunde Zwergpflanze beim Anfang der Blüte. Höhe 22 cm. Die *Biennis*-Eigenschaften sind ausgeschaltet worden.

Ich erhielt den folgenden Stammbaum:

Kreuzung	1907	*O. nanella × biennis.*	
1. Generation	1908	*Debilis*	*Semi-alta*
2. Generation	1909	*Debilis*	*Semi-alta*
3. Generation	1910	*Debilis*	*Semi-alta*
4. Generation	1911		*Semi-alta*



Fig. 102
Oenothera (nanella × biennis) × nanella. Eine gesunde Rosette, Anfang Juni 1911.



Fig. 103
Oenothera (nanella × biennis) × nanella. Eine kranke Rosette, Anfang Juni 1911.

Das Verhältnis in der ersten Generation war 88% *Debilis* und 12% *Semi-alta* auf 198 Pflanzen, von denen 44 schwache und 12 halbhohe geblüht haben. Im Jahre 1909 erzog ich 79 und in 1910 63 *Debilis*, mit 21 bezw. 30 blühenden Pflanzen. Die drei letzten Generationen der *Semi-alta* umfaßten 60, 60 und 48 Pflanzen, von denen ich 15, 30 und 25 bis zur vollen Blüte kultivierte.

Die *Semi-alta*-Pflanzen habe ich im Sommer 1910 teils mit Zwergformen, teils mit Arten hoher Statur gekreuzt. Es ließ sich dabei erwarten, daß nach den Regeln der iterativen und sesquireziproken Kreuzungen die *Biennis*-Merkmale ausgeschaltet werden würden, falls die *Nanella* × *biennis* als Mutter diente. Die gemachten Versuche haben diese Folgerung bestätigt:

Oenothera (nanella × biennis) semi-alta.

A. Kreuzungen von 1910.

	Anzahl der Individuen	Hohe Ex. %	Zwerge %	Zwerge
Semi-alta × *O. biennis*	120	0	100	*debilis*
„ × *O. nanella*	64	0	100	gesund
Zweite Generation, 1912	180	0	100	„
Semi-alta × Zwerg aus *(b. × n.) vel.*	60	0	100	„
Zweite Generation	200	0	100	„
Semi-alta × *O. Lamarckiana* . .	34	15	85	*debilis*
B. Kreuzungen von 1911.				
Semi-alta × *O. biennis*, 4 Mütter .	282	0	100	*debilis*
Nanella × *Semi-alta*, 2 Mütter . .	156	0	100	83 *deb.* 73 *S.-alta*

In dem letztgenannten Versuch ließ ich 17 *Semi-alta*-Pflanzen zur Blüte gelangen. Sie wurden 50—60 cm hoch und hatten je eine reich gefüllte Rispe von großen Blüten, welche ebenso groß waren wie diejenigen der *Lamarckiana*. Aber das Laub hatte die Merkmale der *Biennis* behalten.

Ferner habe ich die *Semi-alta* befruchtet mit *O. biennis Chicago*, *O. Cockerelli* und *O. cruciata*. In diesen Versuchen wurden die *Biennis*-Merkmale ausgeschaltet, es trat aber in den beiden ersteren nur einer von den erwarteten Zwillingen auf, und zwar die *Velutina*, während in dem letzteren Versuch, wie zu erwarten war, die Bastarde den Typus *Gracilis* zeigten. Diese aber waren alle den entsprechenden Bastarden aus *O. Lamarckiana* in jeder Hinsicht gleich. Die Einzelheiten dieser Versuche wurden schon oben (S. 231, 233 und 239) mitgeteilt.

D. Degressive Mutanten

Kapitel V

Oenothera lata

§ 1. Spaltung in der ersten Generation

Oenothera lata ist bis 1900 auf etwa 130000 Pflanzen 493 Male durch Mutation entstanden, also in etwa 0,4% aller Individuen, und seitdem ist sie fast alljährlich aus meinen Kulturen von *Oen. Lamarckiana* in derselben Weise aufgetreten. Sie hat dabei immer dieselben Eigenschaften gezeigt und somit kann ich für die Beschreibung auf meine Mutationstheorie verweisen. Sie ist durchaus steril, mit dem Pollen anderer Arten aber regelmäßig fruchtbar und die dabei auftretenden

Bastarde mit dem Habitus der *Lata* sind gleichfalls fast stets steril; nur in ganz vereinzelten Fällen erhielt ich Bastard-Individuen mit gutem Blütenstaub[1]) (vergl. unten § 4 und 5).

Während die drei bis jetzt behandelten Mutanten, *O. brevistylis*, *O. rubrinervis* und *O. nanella* bei ihren Kreuzungen mit älteren Arten sich in der ersten Generation nicht spalten, sondern erst in der zweiten ihnen gleiche Individuen hervorbringen, verhalten sich *O. lata* und die demnächst zu behandelnde *O. scintillans* in dieser Beziehung anders. Sie spalten, soweit untersucht, stets bereits in der ersten Generation. Ich stelle jetzt die hierauf bezüglichen Zahlen in einer Tabelle zusammen, und werde die Einzelheiten der verschiedenen Versuche dann in den nächsten Paragraphen behandeln.

Spaltung von *Oenothera lata* in der ersten Generation nach Kreuzung[2])

	Lata %	*Lata* im Mittel
A. Mit *O. Lam.* und Mutanten		
O. lata × *Lamarckiana* .	4—45	21
„ „ × *brevistylis* . .	15—18	16
„ „ × *nanella* . . .	24—32	30
„ „ × *scintillans* . .	24—33	29
„ „ × *rubrinervis* . .	5—22	14
„ „ × *gigas*	49	—
„ „ × *semilata* . . .	36	—
B. Mit älteren Arten		
„ „ × *biennis* . . .	40—46	43
„ „ × *biennis Chicago*	3—35	31
„ „ × *Cockerelli* . .	5—38	27
„ „ × *Hookeri* . . .	8—22	11

Die Kreuzungen mit *Lamarckiana* und deren Derivaten geben, wie man sieht, hier stets eine Spaltung in der ersten Generation und dieses bedeutet, nach unseren Prinzipien und Definitionen, daß die Lage der betreffenden Pangene einerseits eine inaktive, und anderseits eine labile ist. Wir folgern also, daß die *Lata*-Pangene entweder in *O. lata* inaktiv und in *O. Lamarckiana* c. s. labil sind, oder umgekehrt. Mit dieser Folgerung stehen alle bis jetzt beobachteten Tatsachen in vollem Einklang.

Die weitere Frage, welche von diesen beiden Möglichkeiten wirklich vorliegt, wurde bei *O. rubrinervis* und *O. nanella* durch die Kreuzungen

[1]) Samen einer solchen fertilen Rasse, von mir im Tausch ausgesandt, haben bisweilen zu der Meinung Veranlassung gegeben, daß *O. lata* unter Umständen fertil sein könne, vergl. unten, § 5 dieses Kapitels.

[2]) Nr. 1, 2 und 3 nach Mutationstheorie, Bd. II, S. 400, 441 und 421; Nr. 5 nach a. a. O., S. 422 und nach Kreuzungen von 1899. Für Nr. 8—10 vergl. On triple hybrids, *Botan. Gazette* T. 47, 1909, S. 1—8.

mit älteren Arten entschieden. Denn hier trat in zahlreichen Fällen die Spaltung erst in der zweiten Generation ein, was bei symmetrischem



Fig. 104
Oenothera lata. Gipfel einer einjährigen Pflanze beim Anfang der Blüte. Ende Juli 1911.

Verhalten das Vorwalten der MENDELschen Regel bedeutet, bei einseitiger Spaltung aber auf die Bastardformel der heterogamen Arten:

(akt. + inakt.) × *inakt.* hinweist. Beide Fälle stimmen aber darin überein, daß sie beweisen, daß die fraglichen Pangene auf keiner Seite labil, sondern auf einer Seite inaktiv sind.

Wenden wir dieses auf die Untersuchung der *Lata*-Pangene an, so würden wir auch diese in der *O. lata* selbst als inaktiv zu betrachten haben, falls diese Art mit irgend einer anderen Form die Spaltungen erst in der zweiten Generation zeigte. Dem ist nun aber nicht so, und daraus geht hervor, daß das Verhalten ein anderes ist als bei *O. rubrinervis* und *O. nanella*. Daraus folgere ich, daß die *Lata*-Pangene in der *O. lata* nicht inaktiv, sondern labil sind, und hieraus läßt sich dann ferner schließen, daß sie in der *O. Lamarckiana* und deren Derivaten im inaktiven Zustande verkehren [1]).

Offenbar gilt diese Schlußfolgerung zunächst nur für den weiblichen Sexualtypus, und die Versuche mit *O. scintillans* lassen ein durchaus anderes Benehmen des männlichen Sexualtypus wenigstens als keineswegs ausgeschlossen betrachten (vergl. Kap. VI).

§ 2. Kreuzung mit *Oenothera Lamarckiana* und deren Derivaten

Die Folgen der Kreuzung von *Oenothera Lamarckiana* mit *O. lata* habe ich in meiner Mutations-Theorie ausführlich beschrieben. Im Jahre 1907 habe ich eine größere Anzahl von Bestimmungen von Verhältniszahlen gemacht und zwar mit Pflanzen verschiedener Herkunft. Ich habe dabei gleichzeitig für jeden Versuch die Anzahl der mutierten Individuen ermittelt, und da ich auf diese im letzten Abschnitt zurückkommen werde, so gebe ich jetzt die erhaltenen Ergebnisse:

I. *Oenothera lata* × *Lamarckiana*

Lata	Kreuzung	Anzahl der Indiv.	Mut.	*Lata* %	Mittel %
A einjährig . . .	1905	35	1	26	29
A „ . . .	1905	17	0	24	
A „ . . .	1905	144	11	29	
A „ . . .	1905	150	8	31	
B zweijährig . .	1906	142	3	22	21
B „ . .	1906	95	3	20	

Die vier Pflanzen der Gruppe A waren als Mutanten aus *O. Lamarckiana* entstanden und wurden mit *Lamarckiana*-Individuen befruchtet, welche selbst aus einer Kreuzung dieser Art mit *O. lata* hervorgegangen waren. Die beiden Individuen B waren von derselben

[1]) Wollte man dieser Folgerung nicht beipflichten, so müßte man annehmen, daß die *Lata*-Pangene in der *O. lata* inaktiv und in allen anderen bis jetzt mit ihr gekreuzten Arten labil seien. Als Analogie könnte man die Labilität der *Alta*-Pangene im männlichen Sexualtypus von *O. biennis* anführen. Einen Beweis könnte man aber nur durch das Auffinden einer Art beibringen, welche die fragliche Spaltung erst in der zweiten Generation bedingen würde.

Abstammung, wurden aber mit dem Pollen meiner reinen Rasse von *O. Lamarckiana* befruchtet.

II. *Oenothera lata* × *Lamarckiana*

Lata	Kreuzung	Anzahl der Indiv.	Mut.	*Lata* %	Mittel %
Zweijährig . . .	1906	193	6	19	
„ . . .	1906	169	4	22	19
„ . . .	1906	201	8	16	
„ . . .	1906	190	9	19	

Die für diese vier Versuche benutzten *Lata*-Pflanzen waren aus käuflichen Samen von *O. Lamarckiana* gewonnen, welche ich von den Herren Vilmorin-Andrieux & Cie in Paris bezogen hatte, und somit von anderer Abstammung als die von mir kultivierte Rasse. Sie ergaben aber annähernd dasselbe Resultat.

III. *Oenothera lata* × *Lamarckiana*

Lata	Kreuzung	Anzahl der Indiv.	Mut.	*Lata* %	Mittel %
A zweijährig . .	1906	293	3	11	
A „ . .	1906	210	8	27	20
A „ . .	1906	246	12	24	
A „ . .	1906	301	6	23	
B „ . .	1906	162	24	6	
B „ . .	1906	270	7	19	15
B „ . .	1906	127	12	19	
B „ . .	1906	235	1	16	

Die acht Mütter in diesem Versuche sind als Mutanten aus *Oen. scintillans* entstanden. Die vier ersteren Versuche sind unter Glas (A), die vier letzteren im Freien (B) ausgeführt worden.

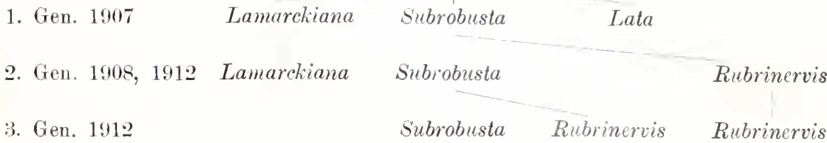
Im ganzen wurden für diese Versuche 2424 Keimpflanzen gezählt, welche 630 Exemplare und somit 20% *Lata* und 126 Mutanten (5%) enthielten. Die Erbzahlen für die *Lata* weichen von den früher ermittelten nicht wesentlich ab.

O. lata × *brevistylis.* Die aus dieser Kreuzung erhaltene Rasse habe ich früher unter dem Namen *O. Pohliana* beschrieben. Seitdem habe ich den Versuch nicht wiederholt. Ich beschränke mich somit auf die Bemerkung, daß er lehrt, daß die Pangene, deren inaktiver Zustand das *Brevistylis*-Merkmal bedingt, sich in *O. lata* in derselben Lage befinden wie in *O. Lamarckiana* und somit aktiv sind (vergl. diesen Abschnitt Kap. II).

O. lata × *nanella.* Diese Kreuzung liefert in der ersten Generation Individuen von drei Typen: *O. lata, O. Lamarckiana* und *O. nanella* (Mutations-Theorie, Bd. II S. 420) und zwar von jeder Form ungefähr ein Drittel. Es ergibt sich hieraus, daß auch die *Alta*-Pangene in der *O. lata* in demselben Zustande vorkommen wie in der *O. Lamarckiana* und somit labil sind.

O. lata × *rubrinervis.* Die früheren Kreuzungen habe ich 1905 und 1911 wiederholt und die Ernte 1907, 1908 und 1912 ausgesät und zwar jedesmal von verschiedenen Samenträgern. Dabei erhielt ich den folgenden Stammbaum:

Kreuzung 1905, 1911 *O. lata* × *rubrinervis*



Die zu diesem Stammbaum gehörenden Zahlen sind die folgenden:

Zusammensetzung der 1. Generation

Kreuzung	Anzahl der Indiv.	*Lamarck.* %	*Subrobusta* %	*Lata* %	Mutanten %
Nr. 1 1905 . .	98	75	8	8	9
Nr. 2 1905 . .	77	72	24	4	—
Nr. 3 1905 . .	148	42	32	23	3
Nr. 4—5 1911 .	211	34	48	18	0
Zusammen	534	56	28	13	—

Zusammensetzung der 2. und 3. Generation nach Selbstbefruchtung

Aus	Anzahl d. Mütter	Anzahl d. Indiv.	*Lamarck.* %	*Subrob.* %	*Rubrin.* %	*Lata* %
Lamarckiana, 1. Gen.	1	74	100	0	0	0
Subrobusta, 1. Gen.	2	161	0	84	16	0
„ 2. Gen.	2	160	0	94	6	0
Rubrinervis, 1908	2	133	0	0	100	0

Zu diesen Tabellen ist zu bemerken, daß die Keimlinge für jede Mutter besonders ausgezählt wurden, daß diese Zählungen aber keine merklichen Unterschiede boten, wo zwei Mütter zu einer Zahlengruppe verbunden worden sind. Die Mutanteu in der ersten Generation wurden nur iu zwei Fällen gezählt; sie waren, wie ja auch sonst aus *O. lata*, zahlreich, nnd zumeist *Albida* und *Obovata*.

Die in diesem Versuche auftretenden Typen wurden in den verschiedenen Jahren eingehend mit den Abkömmlingen der Kreuzungen von *O. rubrinervis* mit *O. nanella* verglichen (siehe S. 215) und stimmten mit diesen in jedem Alter so genau überein, daß ich für die Beschreibnng auf die dort gegebene verweiseu kann. Die *Subrobusta* nnd *Rubrinervis* wurden zur Blütezeit auf ihre Sprödigkeit geprüft. Die *Lata*-Pflanzen waren aber an ihren oben abgerundeten und nicht etwa spitzen Blättern kenntlich und verhielten sich bei der Blüte und sonst wie gewöhnliche *O. lata*, brachten auch, wie diese, keinen normalen Pollen hervor.

Aus den mitgeteilten Zahlen ergibt sich, daß diese Nachkommeu von *O. lata* × *rubrinervis* änßerlich dieselben sind wie diejenigen von *O. Lamarckiana* × *rubrinervis* und von *O. nanella* × *rubrinervis.*. Sie bestehen ans einer konstanten Form von *O. Lamarckiana* und aus der sich nach Selbstbefruchtung spaltenden *O. subrobusta.* Soweit ich urteilen kann, sind dabei alle Exemplare des ersteren Typus konstant, während alle *O. subrobusta*, auch in den späteren Generationen, sich in ihren Nachkommen spalteu. Dabei spalten sie stets *O. rubrinervis* ab.

Neben dieser Übereinstimmung stehen Differenzpunkte, welche sich auf die Typen *O. lata* und *O. nanella* beziehen. War *O. lata* die Mutter, so tritt diese Form in der ersten Generation auf, wie stets, und die betreffenden Pflanzen sind steril. Von der *Subrobusta* werden sie dann nicht abgespalten. War aber die *O. nanella* die Mutter, so treten Zwerge nicht in der ersten Generation auf, werden aber in den folgenden von der *Subrobusta* hervorgebracht.

Wir folgern hieraus, daß die Festigkeits-Pangene sich in der *O. lata* in derselben Lage befinden wie in *O. Lamarckiana* und somit labil sind. Die *Lata*-Pangene befinden sich in der *O. lata* offenbar in einem anderen Zustande als die Statur-Pangene in der *O. nanella*. Erstere sind in *O. rubrinervis* in derselben Lage wie in *O. Lamarckiana* und somit inaktiv, während sie in der *O. lata* selbst labil sind.

Um hierüber nähere Erfahrung zu gewinnen, habe ich die *Lata*-Pflanzen in der ersten Generation unseres Stammbaumes im Sommer 1907 teils mit dem Blütenstaub der den Typus *Lamarckiana* führenden Abkömmlinge derselben Kreuzung, teils mit den *Subrobusta*-Exemplaren derselben Herkunft befruchtet. Ich erhielt 74 bezw. 112 Nachkommen, unter denen sich 8 bezw. 20% *Lata* befanden. Die *Lata*-Pangene waren somit auch in diesen Müttern labil, während sie sich in den beiden Vätern als inaktiv verhielten.

Die Kreuzung von *O. lata* mit *O. scintillans* werde ich in dem folgenden Kapitel (VI) besprechen. Jene mit *O. gigas* wurde bereits oben (S. 186) behandelt.

Zusammenfassend sehen wir, daß bei der Entstehung von *O. lata* aus *O. Lamarckiana* die *Lata*-Pangene labil werden, während die Pangene der Griffellänge, der Festigkeit und der Statur dabei unverändert auf die neue Form übergehen. Denn gegenüber *O. brevistylis*, *O. rubrinervis* und *O. nanella* verhält sich die *Lata* wie die *Lamarckiana*.

§ 3. Zwillinge von *Oenothera lata* mit *Oenothera biennis*

Kreuzt man *Oenothera Lamarckiana* mit *O. biennis*, so bekommt man keine Spaltung, sondern eine Mittelform, welche sich in den aufeinanderfolgenden Generationen als konstant erweist. Diesen Bastard habe ich im III. Abschnitt (Kap. IV § 1, S. 156—159) ausführlich beschrieben. Wir haben ferner gesehen, daß *O. rubrinervis* und *O. nanella* mit dem Pollen von *O. biennis* beide genau denselben Bastard geben, der im ersteren Fall einförmig ist, im letzteren aber zum Teil aus hohen Individuen, vorwiegend aber aus Zwergen besteht. Im ersteren Fall waren die Festigkeits-Pangene in der Mutter inaktiv und im Vater aktiv, im letzteren sind die *Alta*-Pangene in der Mutter zwar auch inaktiv, aber im Vater (*O. biennis*) labil.

Bei der Kreuzung von *O. lata* mit *O. biennis* nehmen wir an (§ 1 S. 247), daß die labilen *Lata*-Pangene mit inaktiven Antagonisten verbunden werden. Die *Lata* wird dabei gespalten und wir stellen uns vor, daß dadurch einerseits *Lata*- und anderseits *Lamarckiana*-Erbschaften frei werden, welche sich nun mit den Erbschaften der *O. biennis* verbinden. Diejenigen der letzteren Gruppe müssen Bastarde geben, welche genau den oben beschriebenen gleichen, die erstere Gruppe aber solche, welche die Merkmale der *O. lata* mit denen der *O. biennis* verbinden. Die Erfahrung hat diese Erwartung bestätigt; beide Typen sind in etwa gleichen Zahlenverhältnissen aufgetreten.

Die Kreuzung habe ich 1907 gemacht und zwar teils mit gewöhnlicher *O. biennis*, teils mit der Varietät *O. biennis cruciata*. Ich erhielt in beiden Fällen nur zwei Typeu und zwar in den folgenden Verhältnissen:

Kreuzung	Anzahl der Indiv.	*Lata* %	*Lam.* × *biennis* %
O. lata × *biennis* . . .	258	53	46
„ „ × „ *cruciata*	34	60	40.

Die erste Zeile umfaßt die Kiuder von zwei Kreuzungen, deren Einzelergebnisse miteinander übereinstimmten. Außer den angegebenen kam als Mutante noch eine *nanella* vor. Die *Lata* war gleichzeitig *Biennis*, und als *Lam.* × *biennis* sind die Bastarde vom Typus der *Lamarckiana* × *biennis* aufgeführt worden, nachdem sie mit diesem selbst zu jeder Jahreszeit eingehend verglichen worden waren.

Die *Lata*-Pflanzen waren mit dem eigenen Blütenstaub sämtlich steril; die übrigen setzten aber reichlich Samen an.

Behufs einer zweiten Generation habe ich im Sommer 1908 eine Pflanze des Typus *Lamarckiana* × *biennis* mit ihrem eigenen Blütenstaub befruchtet. Ich erhielt aus ihrem Samen 1912: 45 Exemplare, welche ausnahmslos den elterlichen Typus wiederholten. Ferner wurden zwei *Lata*-Individuen künstlich befruchtet, das eine mit den Pollen eines *Lamarckiana* × *biennis*-Exemplares aus derselben Rasse, das andere mit dem Staub einer artreinen *O. biennis*. Die erstere Kreuzung gab nur wenige keimfähige Samen, die letztere dagegen eine gute Ernte. Beide Gruppen bestanden zum Teil aus Pflanzen mit dem Typus der Mutter (*Lata* × *biennis*), zum anderen Teil batten sie den hohen Typus *Lamarckiana* × *biennis*, wie zu erwarten war. Es waren 13 und 131 Exemplare, von denen fast genau die Hälfte (6 und 63) dem ersteren, und die andere Hälfte dem zweiten Typus angehörten.

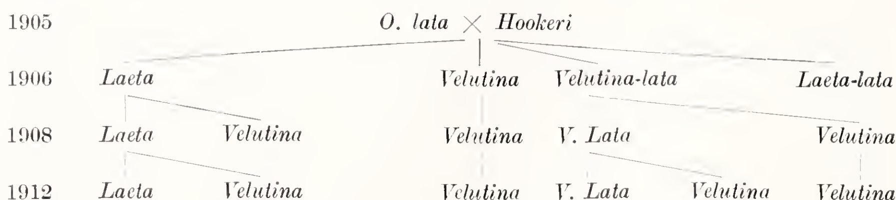
§ 4. Drillinge und Vierlinge

Unter den in § 1 S. 245 angeführten Arten gibt es drei, welche die *Lamarckiana* in *Laeta* und *Velutina* spalten. Sie tun dasselbe mit der *Lata* und lehren uns dadurch, daß die *Lata* bei ihrer Entstehung durch Mutation die *Laeta*-Pangene der Mutterart im labilen Zustande unverändert übernimmt. Es müssen somit bei den fraglichen Kreuzungen zwei Spaltungen gleichzeitig eintreten, und es können dadurch vier Formen entstehen, welche als reine *Laeta* und *Velutina* und als *Lata-laeta* und *Lata-velutina* bezeichnet werden können. In meinen bisherigen Versuchen trat dieses nun auch ein, aber die *Lata-laeta*-Verbindung war stets nur in wenigen Individuen vorhanden oder sie fehlte vollends. Es entstanden somit meist Drillinge und nur selten Vierlinge[1]).

Oenothera lata × *Hookeri*. Die aus dieser Kreuzuug entstehenden *Lata*-Pflanzen führen einen reichlichen und anscheinend normalen Pollen, und sind bei Selbstbefruchtung in nahezu demselben Grade fertil, wie die Mutantrasse *O. lata* nach Bestäubung mit *O. Lamarckiana*. Sie eignen sich deshalb zu verschiedenen Versuchen und lehren die *Lata* in diesen als eine inkonstante heterogame Rasse kenneu. Ich habe die Kreuzung 1905 gemacht und 1909 und 1911 wiederholt, und gebe zunächst den aus der ersteren abgeleiteten Stammbaum:

---

[1]) Vergl. On triple hybrids, *Bot. Gazette* T. 47, 1909, S. 1—8. Die *Oenothera Cockerelli* wurde in diesem Aufsatz vorläufig mit *O. strigosa* zu einer Großart zusammengefaßt und somit unter dem letzteren Namen aufgeführt.



Wie man sieht, spaltet sich die *Laeta* in derselben Weise, wie aus den Kreuzungen zwischen *O. Lamarckiana* und *O. Hookeri* und bleibt die *Velutina* konstant, wie dort. Dagegen spaltet sich die *Velutina-lata* nach Selbstbefruchtung in der Mutter gleiche, als *V. Lata* angedeutete *Velutina-lata*-Exemplare und in reine *Velutina*. Die erstere wiederholt die Spaltung nach Selbstbefruchtung, die letztere bleibt konstant. Die *Laeta-lata* trat nur in zwei Exemplaren auf, welche nahezu keinen fruchtbaren Pollen hervorbrachten und nach Selbstbestäubung trotz der Anhäufung allen Pollens auf wenige Narben, steril waren.

Die zu diesem Versuche gehörenden Zahlen sind die folgenden:

	Befruchtet	Anzahl d. Mütter	Anzahl d. Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	*Velutina-Lata* %	*Laeta-Lata* %
O. lata × *Hookeri*	1905	1	51	53	39	8	0
„ „ × „	1905	1	229	45	47	7	1
„ „ × „	1905	1	95	33	34	30	3
„ „ × „	1907	1	72	49	28	22	0
„ „ × „	1907	1	53	40	47	13	0
„ „ × „	1911	2	504	14	61	22	3
Zusammen und im Mittel			1004	39	43	17	1.
Laeta, 1. Gen. . .	1906	1	122	26	72	0	
„ 2. Gen. . .	1908	1	159	47	53	0	
Velutina, 1. Gen. . .	1906	1	120	0	100	0	
„ 2. Gen. . .	1908	2	556	0	100	0	
Lata, 1. Gen. . .	1906	2	187	0	82	18	
„ 1. Gen. . .	1908	2	338	0	77	23	
„ 1. Gen. . .	1908	2	357	0	87	13	
„ 2. Gen. . .	1908	1	223	0	96	4	
„ 2. Gen. . .	1908	1	269	0	89	11	
Velutina aus *Lata* . .	1908	1	79	0	100	0.	

Die *Laeta-lata* waren zwei Pflanzen in 1908; diese waren aber, wie bereits bemerkt, steril. Ferner 3 Exemplare aus einer zweiten Kreuzung von 1905 und 14 aus der 1911 gemachten Verbindung, für welche die *Lata*-Pflanzen teils einjährig, teils zweijährig waren, aber beide unter hoher Glasbedeckung und auch sonst unter besonders günstigen Bedingungen zu sehr kräftigen Individuen heranwuchsen. Die zweijährige Mutter gab deren 9, die einjährige aber nur 5, beides auf etwa 250 Exemplaren. Fast alle diese Pflanzen (im ganzen 19) wurden bis zur Blüte kultiviert und waren durch grasgrüne, anscheinend nahezu unbehaarte, viel breitere Blätter und Bracteen sehr auffallend von den *Velutina-lata*-Pflanzen verschieden. Sie bildeten diesen gegenüber einen ganz eigenen Typus.

Die *Laeta* und *Velutina* waren in allen diesen Versuchen äußerlich den Zwillingen von *O. Lamarckiana* × *Hookeri* und deren reziproken Kreuzung völlig gleich. Vergl. Tafel XIII—XVI. Die *Velutina-lata*-Pflanzen hatten die schmalen Blätter der *Velutina* und die runden, nicht zugespitzten Blattgipfel der *Lata*, sowie kleine Blüten, deren Griffel und Narben den eigentümlichen Bau der *O. lata*, wenn auch etwas weniger ausgeprägt, wiederholten. Die *Laeta-lata* habe ich dann 1908 mit dem Blütenstaub einer *Laeta* aus *O. Lamarckiana* × *Hookeri* befruchtet. Ich erhielt dabei eine ausreichende Ernte, welche mir 166 Pflanzen lieferte. Von diesen waren 28 % *Laeta*, 64 % *Velutina* und 8 % *Velutina-lata*, während die *Laeta-lata* sich nicht wiederholte.

Die *Velutina-lata* habe ich noch weiter untersucht, teils um zu erfahren, ob ihr Blütenstaub die *Lata*-Eigenschaften übertragen kann, teils um zu sehen, ob ihre Eizellen dieses auch in Verbindung mit anderem Pollen vermögen. Ich machte die folgenden Kreuzungen in 1908 zwischen den im Stammbaum angeführten Bastarden:

Kreuzungen von *O. (lata × Hookeri) velutina-lata.*

	Anzahl d. Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	*Lata* %
Velutina × *Lata*	125	0	100	0
„ × „	147	0	100	0
Lata × *Velutina*	91	0	89	11
Lata × *Laeta*	116	12	76	12.

Wie man sieht, besitzt die *Velutina-lata* in ihrem Blütenstaub nicht das Vermögen, die *Lata*-Erbschaften auf ihre Nachkommen zu übertragen. Sie ist somit eine heterogame Rasse, und hat diese Eigenschaft wohl von ihrer Mutter, der *O. lata* geerbt. Es deutet dieses darauf hin, daß die reine *O. lata*, falls sie Blütenstaub hervorbringen könnte, in demselben Sinne heterogam sein würde. Die beiden letzten Zeilen der obigen Tabelle zeigen, daß auch mit dem Pollen der *Velutina* und der *Laeta* zum Teil *Lata*-Pflanzen entstehen, und bestätigen somit die Vererbung der betreffenden Eigenschaften in der weiblichen Linie.

Wegen des besonderen Interesses dieses Blütenstaubes habe ich damit auch die reinen Arten *O. Hookeri, O. Lamarckiana* sowie *O. lata* befruchtet (1908 in der zweiten Generation):

Befruchtung mit dem Pollen von *O. (lata × Hookeri) velutina-lata*

Befruchtet	Anzahl d. Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	*Lata* %
O. Hookeri	138	0	100	0
„ *Lamarckiana* . .	134	10	84	0
„ *lata*	98	12	75	13

Die *Laeta* und *Velutina* waren dieselben Formen, wie sie aus den *Hookeri*-Kreuzungen auch sonst entstehen. Die *Lata* führten den Typus der *Lata*-Bastarde des oben gegebenen Stammbaumes. Wie man sieht, verhält sich der *Lata*-Blütenstaub auch hier wie der Staub einer normalen *O. Hookeri-velutina*, und vermittelt er somit keine *Lata*-Erbschaften.

Oenothera lata × Cockerelli. Im Sommer 1905 befruchtete ich fünf Pflanzen von *O. lata* mit dem Staub der *O. Cockerelli*, wiederholte die Operation 1908 und 1911 und säte die Samen 1907, 1908 und 1912 aus. Ich zählte die Kinder für jede Mutter getrennt aus, führe das Ergebnis aber in Gruppen von je zwei Müttern an, wo diese nur wenig voneinander verschiedene Zahlen gaben.

Oenothera lata × Cockerelli

Kreuzung	Kultur	Anzahl d. Mütter	Anzahl d. Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	*Lata* %
1905	1907	2	88	42	50	8
1905	1908	1	270	27	34	38
1905	1912	2	213	19	26	55
1908	1912	2	336	9	66	25
1911	1912	2	480	9	64	27
	Zusammen	9	1387	21	48	31

Zu diesen Zahlen ist zu bemerken, daß von den 1905 gemachten Kreuzungen zuerst (1907) die Samen der kräftigsten Mütter ausgesät wurden, dann die der nächst guten, und 1912 diejenigen der beiden schwächsten. Der bedeutende Wechsel in den Zahlengruppen ist offenbar zum Teil diesem Umstande, zum Teil dem Einflusse des Wetters in den verschiedenen Jahren der Kreuzungen zuzuschreiben.

In der 1907 gemachten Kultur habe ich sodann Exemplare von *Laeta* und *Velutina* mit dem eigenen Pollen befruchtet, und dieses mit ihren Kindern wiederholt,

um die Konstanz zu erproben. Aus der *Laeta* erhielt ich nur *Laeta*-Nachkommen, aus der *Velutina* nur diese Form. Die ausgezählten Gruppen umfaßten:

	Individuen	
1. Generation	2. Gen.	3. Gen.
Laeta	80	123
Velutina	158	115

In der zweiten Generation ließ ich aus dieser Kultur 25 *Laeta* und etwa 125 *Velutina* zur Blüte gelangen. Sie waren in jeder Hinsicht ihren Eltern gleich. Beide Typen verhielten sich also als konstant.

Die *Lata*-Pflanzen waren fast steril und brachten bei künstlicher Selbstbefruchtung trotz vieler Mühe nur wenige reife Samen. In allen anderen Punkten waren sie zwischen den beiden Eltern intermediär; sie bildeten zusammen nur einen Typus, den ich genau mit *O. lata* von normaler Herkunft verglichen habe. Sie hatten schmälere Blätter, aber dennoch mit den rundlichen Gipfeln, und breite aber weniger stark abwärts geneigte Brakteen. Die Blüten waren klein, fast so klein wie diejenigen des Vaters, deren Form sie auch trugen. Die Narben aber zeigten, wenn auch in geringerem Grade, die eigentümliche, einer Hand ähnliche Gruppierung von *O. lata*. Die Antheren berührten die Narben nur mit ihren Spitzen, die Blütenknospen waren dick und mit kurzem Kelchrohr. Die jungen Blätter hatten mehr oder weniger deutlich die seitlich gebogenen Spitzen der *O. Cockerelli*. In allen diesen Hinsichten waren die Bastarde intermediär zwischen den beiden Eltern[1]).

Im Sommer 1908 habe ich die beste der *Lata*-Pflanzen mit ihrem eigenen Staub befruchtet. Trotz der hohen Sterilität erhielt ich aus ihren Samen 58 Kinder, von denen die meisten *Velutina* waren (86 %), die übrigen (14 %) aber der Mutter gleich. Es geht hieraus hervor, daß die hybride *Lata* hier wie sonst eine inkonstante Rasse bildet. Ein anderes *Lata*-Exemplar habe ich in demselben Sommer mit dem Staub von *O. Cockerelli* befruchtet. Aus den Samen erhielt ich nur 50 Kinder, von denen etwa die Hälfte (58 %) *Velutina* waren, die übrigen aber der Mutter gleich. Es deutet dieses darauf hin, daß die Eizellen der *Lata* diese Spaltungen bedingen und daß der Pollen dieser Bastardform demjenigen der reinen väterlichen Art in seinen Potenzen gleich zu stellen ist.

Alle beobachteten *Lata*-Exemplare in dieser ganzen Versuchsreihe führten nebenbei die Merkmale der *Velutina*. Ich habe die Zahl und den Umfang der Saaten möglichst groß genommen, um eine Aussicht zu haben, auch *Lata-laeta*-Pflanzen zu finden, jedoch ohne Erfolg.

Oenothera lata × *biennis Chicago*. Diese Kreuzung habe ich zu wiederholten Malen, im ganzen auf neun *Lata*-Individuen gemacht. Ich erhielt dabei die folgenden Resultate:

Kreuzung	Kultur	Anzahl d. Mütter	Anzahl d. Kinder	*Laeta* %	*Velutina* %	*Velutina-lata* %	*Laeta-lata* %
1905	1906	1	33	27	70	3	0
1905	1907	1	78	34	29	37	0
1905	1908	1	167	36	28	35	0
1905	1912	2	396	9	74	16	1
1907	1912	2	42	12	52	31	5
1908	1912	2	378	11	73	15	1
	Zusammen:	9	1093	21	55	23	1

Die auffallenden Schwankungen dieser Verhältniszahlen deuten wohl auf eine starke Abhängigkeit von den Kulturbedingungen hin. *Laeta-lata*-Individuen wurden nur in den Kulturen von 1912 gefunden, in denen besonders auf sie geachtet wurde. Es waren im ganzen 7 Pflanzen, von denen 5 geblüht haben, die beiden anderen aber kurz vor der Blüte ausgerodet werden mußten. Sie gaben sich durch die ganze Tracht sofort als Mittelbildungen zwischen *Laeta* und *Lata* zu erkennen, indem sie breite, grasgrüne,

[1]) Über einen in dieser Kultur entstandenen *Oblonga*-Mutanten vergl. den letzten Abschnitt Kap. II § 4.

anscheinend unbehaarte Blätter und Brakteen, dicke Blütenknospen und Blüten vom Bau der *Lata* hatten.

Die *Laeta* und *Velutina* glichen durchaus den entsprechenden Zwillingen von *O. Lamarckiana* × *biennis Chicago* und waren in den beiden folgenden Generationen völlig konstant und einförmig. Ich hatte aus zwei *Laeta* der ersten Generation 69 und 139 Kinder, welche alle *Laeta* waren, und aus der *Velutina* 38 und 158 Kinder, alle *Velutina*. Die Samen dieser zweiten Generation gaben in der einen Linie nur *Laeta* (70 Pflanzen), in der anderen nur *Velutina* (90 Individuen).

Die übrigen *Lata*-Pflanzen waren sämtlich deutlich *Lata-velutina*. Sie hatten kleine Blüten, deren Antheren die Narben berührten, und vereinigten im übrigen die Merkmale der *O. lata* mit denen der *Velutina*, wie sie *O. biennis Chicago* aus *O. Lamarckiana* hervorbringt. Im Sommer 1907 bestäubte ich diese *Lata* mit dem Pollen reiner *Lamarckiana* und fand, daß sie sich dabei tatsächlich wie *Lata-velutina* und nicht wie gewöhnliche *Lata* verhielten, denn sie spalteten ihre Nachkommen in *Laeta* und *Velutina*; ich erhielt:

	Anzahl d. Individuen	*Laeta* %	*Velutina* %	*Lata* %
O. (lata × *bien. Chic.) lata-velutina* × *Lam.*	35	57	34	9
„ × „ „ × „	30	54	28	18

Die Fruchtbarkeit war, wie man sieht, in dieser Kreuzung eine sehr geringe.

Die *Lata-velutina*-Individuen bildeten ein wenig Pollen. Die an diesem Staub reichste Pflanze wurde unter Abschluß des Insektenbesuches damit befruchtet, gab aber nur 18 keimfähige Samen (1908). Diese wurden 1912 ausgesät und es entstanden daraus 11 *Velutina*- und 5 *Lata-velutina*-Exemplare nebst zwei Mutanten (wahrscheinlich zum Typus der *Obovata* gehörend). Es genügte dieser Versuch, um zu zeigen, daß auch diese *Lata* sich bei Selbstbefruchtung ebenso spalten, wie sterile *Lata*-Pflanzen bei Fremdbestäubung.

Den Blütenstaub der übrigen *Lata-velutina*-Pflanzen von 1908 brachte ich auf die Narben kastrierter Blüten zweier *Velutina*-Exemplare aus derselben Rasse. Es handelte sich um die Frage, ob in diesem Staub die *Lata*-Merkmale vererbt werden oder nicht. Ich erhielt 109 und 49, zusammen also 158 Kinder, welche ausnahmslos *Velutina* waren (1912). Es war somit:

O. (lata × *bi. Chicago) velutina* × *O. (lata* × *bi. Chicago) lata*
= *O. (lata* × *bi. Chicago) velutina.*

Oder mit anderen Worten, es verhält sich diese *Lata* bei Selbstbefruchtung wie eine heterogame Rasse, deren spezielles Merkmal nur in den Eizellen, nicht aber im Pollen vererbt wird. Dasselbe war ja auch der Fall bei den anderen selbstfertilen *Lata*-Hybriden.

Fassen wir die angeführten Zahlen übersichtlich zusammen, so erhalten wir die folgenden Gruppen:

	Erste Generation %	Zweite Generation	Dritte Generation
O. lata × *Cockerelli* . .	21 *Laeta*	80 *Laeta*	123 *Laeta*
	48 *Velutina*	158 *Velutina*	115 *Velutina*
	31 *Lata-Velutina*		
O. lata × *O. bienn. Chic.*	21 *Laeta*	208 *Laeta*	70 *Laeta*
	55 *Velutina*	196 *Velutina*	90 *Velutina*
	1 *Lata-Laeta*		
	23 *Lata-velutina*		
O. lata × *O. Hookeri*	39 *Laeta*	26% *Laeta*	47% *Laeta*, 53% *Velutina*
		72% *Velutina*	—

Erste Generation	Zweite Generation	Dritte Generation
43 *Velutina*	120 *Velutina*	556 *Velutina*
1 *Lata-laeta*		
17 *Lata-velutina*	82 % *Velutina*	79 *Velutina*
	18 % *Lata*	89 % *Velutina* 11 % *Lata*

§ 5. Eine fertile Rasse von *Oenothera lata*

Die durch Mutation entstandenen Exemplare von *Oenothera lata* waren bis jetzt ausnahmslos steril. Unter den oben beschriebenen Bastarden kamen aber solche vor, welche mitunter ein wenig brauchbaren Blütenstaub machten und die *O. lata* × *Hookeri* war daran verhältnismäßig reich. Sie führte aber sehr deutlich die Merkmale beider Eltern.

Eine fertile Rasse von *O. lata*, welche dieser Form im übrigen durchaus gleich ist, habe ich aus einer Kreuzung mit *O. semilata* erhalten[1]). Diese letztere ist eine Mutation, welche 1895 aus der damaligen Rasse von *O. lata* entstanden war und sich bei Selbstbefruchtung als konstant erwies (Mut.-Theorie Bd. I S. 202 und 254). Sie war äußerlich der *O. lata* sehr ähnlich, aber die Eigenschaften waren in jeder Beziehung weniger ausgeprägt. Aus der Kreuzung erhielt ich 105 Keimlinge, von denen 39 *Lata*, 5 Mutanten und die übrigen *O. Lamarckiana* waren (a. a. O. S. 255).

Die so erhaltene Bastardrasse (1897) habe ich dann durch vier weitere Generationen kultiviert (1901, 1904, 1905, 1907). Anfangs befruchtete ich die *Lata*-Pflanzen mit dem Blütenstaub der aus derselben Mutter entstandenen *Lamarckiana*-Exemplare. Ich erhielt dabei, je nach den Jahren, 10—12 % oder 27—37 % *Lata*, mit 2—5 % Mutanten und sonst nur hohe Pflanzen vom *Lamarckiana*-Typus. Im Sommer 1905, in der vierten Generation, schien mir der Blütenstaub der *Lata*-Pflanzen für Selbstbefruchtung auszureichen. Allerdings war er gar nicht reichlich, und nur in sehr vereinzelten Blüten ebenso gut entwickelt wie der Pollen der *Lamarckiana*. Ich ließ im August 36 Knospen ohne Zutritt von Insekten ihre Antheren öffnen und fand 21 durchaus steril, 11 mit ganz geringen Spuren von Pollen und nur 4 (oder 12 %) Knospen mit etwas mehr Staub. Ich sammelte dann den Pollen möglichst vieler Blüten auf wenige Narben, und erhielt in dieser Weise 0,5—2 ccm guten Samen pro Pflanze. Auch in anderen Jahren fand ich als Regel teils sterile und teils in verschiedenen Graden fruchtbare Antheren und Blüten.

Diese mit dem eigenen Staub befruchteten Samen der *Lata*-Pflanzen der vierten Generation lieferten mir 1907 die fünfte. Es waren vier Samenträger, welche zusammen 442 Kinder gaben, unter denen ich 33 % *Lata* und 4 % Mutanten zählte. Im Jahre 1912 habe ich diese fünfte Generation wiederholt, erhielt wiederum denselben Gehalt an *Lata*, 32 % auf 249 Exemplare. Von den *Lata*-Pflanzen konnten einige mit dem eigenen Staub befruchtet werden, während andere ihre Antheren nicht oder fast nicht öffneten.

Diese Zahlen stimmen mit denen der durch *Lamarckiana* befruchteten *Lata*-Pflanzen überein. Sie begründen eine Rasse, welche sich in dieser Beziehung genau so verhält, wie die selbstfertile *O. scintillans*. Es deutet dieses auf einen hohen Grad der Überein-

---

[1]) Samen dieser fertilen *Lata*-Rasse habe ich 1904/1905 und später an mehrere Fachgenossen gesandt (vergl. oben S. 245).

stimmung zwischen diesen, in ihrem Äußeren so sehr verschiedenen, aber in ihren Kreuzungen so nahe verwandten Arten, hin.

Ferner deutet die Spaltung dieser selbstbefruchteten *Lata*-Pflanzen darauf hin, daß die *Lata*-Pangene sich in ihren Eizellen in derselben Lage befinden, wie in gewöhnlicher *O. lata*, in den Pollenkörnern dagegen in demselben Zustande wie in der Mutterart, der *O. Lamarckiana.*

In der vierten Generation (1905) dieser Rasse sind durch Mutation zwei Zwerge entstanden. Der eine hatte nebenbei die Merkmale der *Lamarckiana*, der andere diejenigen der *Lata.* Beide hatten Pollen, und wurden damit rein befruchtet. Der erstere gab eine einförmige Nachkommenschaft (1907 48 Exemplare), ausnahmslos aus gewöhnlichen Zwergen gebildet. Die letztere gab zwar auch nur Zwerge (1907 27 Exemplare), spaltete sich aber in bezug auf die *Lata*-Merkmale in 9 *Lata*-Zwerge und 18 gewöhnliche Zwerge, welche letzteren nach Selbstbefruchtung konstant waren (1908 80 Exemplare aus zwei Samenträgern). Somit spalteten sich die *Lata* auch unter den Zwergen und zwar in demselben Verhältnis wie sonst (etwa 33 %).

Kapitel VI

Oenothera scintillans

§ 1. Spaltung nach Selbstbefruchtung

Die *Oenothera scintillans* unterscheidet sich von den übrigen Derivaten der *O. Lamarckiana* dadurch, daß sie nach Selbstbefruchtung inkonstant ist. Je nach den untersuchten Individuen treten dabei etwa 35—40 % oder weniger *Scintillans*, oder aber 70—80 % auf. Die übrigen Exemplare sind dann großenteils *Lamarckiana*, aber mit einem meist bedeutenden Gehalt an *Oblonga* (oft bis 20 %), und einigen anderen Mutanten, unter denen *O. lata* und *O. nanella* die gewöhnlichsten sind (vergl. Die Mutations-Theorie Bd. I S. 274—280). Selbst ist die *Scintillans* bis 1900 als Mutant 14 Male und zwar entweder aus *O. Lamarckiana* oder aus *O. lata* aufgetreten. Auch später sind sie mehrere Male neu entstanden und zwar wiederum aus diesen beiden Arten.

In den Jahren 1905—1910 habe ich eine Reihe von Zählungen gemacht, welche das Mitgeteilte bestätigen. Zunächst habe ich von der 1895 aus *O. Lamarckiana* entstandenen Rasse, deren erste Generationen etwa 35 % *Scintillans* gegeben hatten, die vierte und fünfte Generation auf ihre Zusammensetzung geprüft. Ich fand die folgenden Verhältnisse:

Oenothera scintillans, 4. und 5. Generation

Kultur	Generation	Anzahl d. Mütter	Anzahl d. Indiv.	*Scintillans* %	*Oblonga* %	Mutanten %
1905	4.	9	560	19	10	0
1908	4.	3	196	13	16	3
1908	5.	2	139	8	24	2

Von den Mutanten in der letzten Spalte waren 2 und 1 % *Lata*, 1 % *Nanella*, und 1 % unbekannter Natur. Die übrigen Individuen waren anscheinend normale *Lamarckiana.*

Im Jahre 1908 entstanden aus meiner damaligen Kultur von *O. lata* zwei sehr kräftige und schöne Exemplare von *O. scintillans*, welche unter möglichst günstigen Bedingungen erzogen wurden und nach künstlicher Selbstbefruchtung in demselben Jahre reichlich Samen trugen. Ich fand für die Zusammensetzung ihrer zweiten und dritten Generation die folgenden Zahlen:

Oenothera scintillans aus *O. lata*

Kultur	Generation	Anzahl d. Indiv.	*Scintillans* %	*Oblonga* %	*Lata* %
1909 Nr. 1	2.	179	28	11	1
1909 Nr. 2	2.	163	39	8	2
1910 Nr. 1	3.	21	30	0	0

Die übrigen Individuen hatten die Eigenschaften der *O. Lamarckiana*. Die letzte Zeile bezieht sich auf die Nachkommen der in der ersten Zeile aufgeführten *Scintillans*-Pflanzen. Von dieser Kultur Nr. 1 (1909) befruchtete ich auch eine *Oblonga*-Pflanze, und säte 1910 ihre Samen. Es waren nur 22 junge Individuen, welche aber alle deutlich den Typus der *Oblonga* führten.



Fig. 105
Oenothera scintillans. Junge Rosette neben Pflanzen von *O. Lamarckiana*, 1904.

§ 2. Die erblichen Eigenschaften des Pollens

Nach den Erfahrungen, welche im zweiten Abschnitte über die Heterogamie besprochen worden sind, ist es klar, daß die Inkonstanz der *O. scintillans* derselben Gruppe von Erscheinungen angehört, und somit darauf beruhen muß, daß die erblichen Eigenschaften in ihren Eizellen nicht dieselben sind wie in ihrem Pollen. Wir haben somit beide Sexualorgane getrennt zu untersuchen. Dabei wird sich zeigen, daß dem Pollen die Fähigkeit abgeht, mit anderen Arten *Scintillans*-Pflanzen hervorzubringen, während die Eizellen solches bei Kreuzungen regelmäßig und wohl in allen bisher untersuchten Fällen tun. Der Pollen verhält sich in dieser Beziehung wie reiner *Lamarckiana*-Pollen.

Zunächst habe ich den Blütenstaub der *Scintillans*-Individuen auf die Narben von *O. Lamarckiana* und deren Derivate gebracht. Ich erhielt die folgenden Zahlen:

Kultur von *Oenothera scintillans*

	Kreuzung	Anzahl d. Indiv.	*Lam.* %	*Scint.* %	Andere %
O. Lamarckiana × *scint.*	1898	130	100	0	0
" × "	1908	70	100	0	0
O. rubrinervis × "	1908	85	64	0	36 *Subrobusta*[1])
O. lata × "	1899	646	76—71	0	24—29 *Lata*
" × "	1899	90	70	0	30 *Lata*
O. oblonga × "	1910	75	17	0	82 *Oblonga* + 1 *Lata*



Fig. 106

Oenothera scintillans und *O. Lamarckiana*. Ältere Rosetten im September 1906. Zusammen photographiert, um den Größenunterschied zu zeigen.

Die drei erstgenannten Kulturen umfaßten je die Kinder einer einzelnen Kreuzung; die *Lata*-Kulturen beziehen sich aber auf 3 bezw. 2 Mütter. Von den beiden 1908 gemachten Kreuzungen habe ich einige Kinder mit dem *Lamarckiana*-Typus mittelst des eigenen Pollens rein befruchtet. Sie zeigten sich konstant, da die Nachkommen einförmig *Lamarckiana* waren (186 und 60 Individuen).

In zweiter Linie habe ich die Verbindungen untersucht, welche eine Spaltung in *Laeta* und *Velutina*, bezw. in *Densa* und *Laxa* erwarten ließen. Diese trat genau in derselben Weise ein, wie bei den entsprechenden Kreuzungen von *O. Lamarckiana* und auch hier wurden keine Exemplare mit dem Typus der *O. scintillans* beobachtet.

[1]) Diese Pflanzen waren äußerlich mehr einer *Laeta* als einer „*Subrobusta*" ähnlich, spalteten aber in der zweiten und dritten Generation, wie die letztere, *O. rubrinervis* ab (1910, 1912).

Oenothera scintillans

A. Spaltung in *Laeta* und *Velutina*

	Anzahl d. Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	*Scintillans* %
O. muricata × *scintillans*	45	64	36	0
O. Hookeri × „	80	25	75	0

B. Spaltung in *Densa* und *Laxa*

	Individuen	*Densa* %	*Laxa* %	*Scintillans* %
O. bienn. Chicago × *scintillans*	62	59	41	0

Die Kreuzungen sind alle im Jahre 1908 gemacht worden. Von den 1909 ausgezählten Kulturen habe ich dann je einen Teil zur Blüte gelangen lassen und einige Exemplare mit dem eigenen Staub rein befruchtet. Alle Typen erwiesen sich dabei als konstant in bezug auf den Mangel an *Scintillans;* die *Laxa* spaltete sich aber in derselben Weise wie bei der entsprechenden Kreuzung von *O. Lamarckiana*, indem sie 80% *Laxa* und 20% *Atra*-Individuen gab.

Oenothera scintillans

Konstanz der zweiten Generation nach Spaltung

Kreuzung	Anzahl der Individuen: aus *Laeta*	aus *Velutina*	*Scintillans* darunter
O. muricata × *scintillans*	93	202	0
O. Hookeri × „	—	162	0
	aus *Densa*	aus *Laxa*	
O. bienn. Chicago × „	60	30	0

Es findet somit in der zweiten Generation in den bisher untersuchten Fällen nie eine Abspaltung von *O. scintillans* statt.

§ 3. Die erblichen Eigenschaften der Eizellen

Im vorigen Paragraphen haben wir gesehen, daß der Blütenstaub der *O. scintillans* dieselben Eigenschaften besitzt wie derjenige der *O. Lamarckiana.* Es läßt sich daraus folgern, daß die Kreuzung von *O. scintillans* mit der Mutterart dieselben Folgen geben wird, wie die Selbstbefruchtung. Die Erfahrung hat dieses bestätigt, wie die folgenden Zahlen lehren:

	Kreuzung	Anzahl d. Indiv.	*Scint.* %	*Lam.* %	*Obl.* %
O. scintillans × *Lamarckiana*	1898	160	27	66	7
„ „ × „	1908	293	9	74	16

Die letzte Kreuzung gab überdies noch 1% *Lata.* Von ihr habe ich einige *Lamarckiana*-Exemplare der ersten Generation mit dem eigenen Staub befruchtet und fand sie konstant. Ich zählte 198 Keimpflanzen, welche ausnahmslos den Typus der *Lamarckiana* hatten (1910).

Auch die Derivate der *O. Lamarckiana* spalten bei diesen Kreuzungen in der ersten Generation *Scintillans* ab, wenn auch oft in einer geringen Menge von Exemplaren. In bezug auf die fraglichen Pangene verhalten sie sich also wie die Mutterart. Ich fand die folgenden Zahlen:

	Kreuzung	Anzahl d. Indiv.	*Scint.* %	*Lam.* %	*Oblonga* %	Andere %
O. scintillans × *nanella* . . .	1897	54	24	26	7	43 *Nan.*
„ „ × „ (3 Mütter)	1908	120	5	27	7	60 „
„ „ × „	1908	288	17	10	11	62 „
„ „ × *rubrinervis* . .	1908	63	1	75	15	9 *Subrob.*
„ „ × *oblonga* . . .	1908	63	1	81	18	0

Ich untersuchte die zweite Generation der *Lamarckiana*-Exemplare für die verschiedenen Kreuzungen und fand sie konstant (185, 143 und 147 Exemplare in 1910). Ebenso untersuchte ich die *Oblonga* der ersten Generation nach Selbstbefruchtung im zweiten, und die *Subrobusta* im vierten Versuch. Ich zählte 7 und 63 Keimlinge, welche ausnahmlos ihrer Mutter gleich waren. Die aus den drei ersten Versuchen entstandenen Zwerge vereinigten in sich, soweit untersucht, die Merkmale beider Eltern.

Wir können auf diese Ergebnisse die für *O. lata* S. 244 angestellten Betrachtungen anwenden, und kommen dann zu der Folgerung, daß die *Scintillans*-Pangene entweder in *O. scintillans* labil und in *O. Lamarckiana* und den aufgeführten Derivaten inaktiv sein müssen, oder daß sich die beiden Gruppen gerade umgekehrt verhalten. Um zwischen diesen beiden Möglichkeiten zu entscheiden, müssen wir, wie dort, die Frage beantworten, ob die *O. scintillans* in irgend einer Verbindung mit einer anderen Art die Spaltungen erst in der zweiten Generation hervorruft. Ist dem nicht so, dann fehlt jeder Anhaltspunkt, um ihre Pangene als inaktiv zu betrachten, und müssen wir also annehmen, daß sie in der Mutante labil sind.

Ich habe die folgenden Kreuzungen gemacht; sie bestätigen diese Schlußfolgerung:

Befruchtung von *Oenothera scintillans* mit älteren Arten.

	Kreuzung	Anzahl d. Indiv.	*Scintill.* %	*Laeta* %	*Velutina* %	*Oblonga* %	*Lata* %
O. scintillans × *bien. Chicago*	1909	60	33	32	32	3	0
„ „ × *Hookeri* . .	1908	62	35	28	29	8	0
„ „ × *Cockerelli* . .	1908	73	21	49	29	0	1
				Lam. × *bien.*			
„ „ × *biennis* . . .	1898	197	68	32		0	0
„ „ × „ . . .	1907	103	52	42		5	1

In diesen Kulturen sind die *Scintillans*-Pflanzen dieser ersten Generation bei Selbstbefruchtung inkonstant, die übrigen Typen aber in bezug auf dieses Merkmal konstant; sie spalten sich nur, insofern die entsprechenden Bastarde aus den *Lamarckiana*-Kreuzungen diese Erscheinung auch aufweisen. Leider bringen die *Scintillans*-Pflanzen oft nur sehr wenig Samen; ich konnte bisher nur die folgenden prüfen.

Zweite Generation.
Nachkommen der Bastarde mit dem Typus *Scintillans*.

Scintillans aus:	Anzahl d. Mütter	Anzahl d. Indiv.	*Scint.* %	Andere %	Typus
O. scint. × *Lamarckiana*	1	30	7	93	*Lamarckiana*
„ „ × *biennis* . .	1	22	9	91	*Lam.* × *biennis*
„ „ × *Cockerelli* . .	2	106	5	95	*Velutina*
„ „ × „ . .	2	177	8	92	„
„ „ × *Hookeri* . .	1	16	0	(100)	„

Die Bastarde der ersten Generation, welche den *Scintillans*-Typus trugen, vereinigten damit jedesmal gewisse Charaktere des anderen Elters. Sie zeigten, wie die Tabelle es angibt, nach Selbstbefruchtung stets Spaltung und zwar in zwei Typen. Nur bei der Kreuzung mit *O. Hookeri* fehlte der eine, wohl wegen der zu geringen Samenernte. Der eine Typus, 5—9 %, war der Mutter gleich, der andere (91—95 %) war dieselbe Form, welche aus *O. Lamarckiana* mit der betreffenden Art ausschließlich oder doch zu einem großen Teil entsteht. Die *Velutina* der Kreuzung mit *O. Cockerelli* waren der *O. (Lam.* × *Cockerelli) velutina* gleich, diejenigen des letzten Versuchs waren gelbliche *O. (Lam.* × *Hookeri) velutina.* Es entstanden aus den selbstbefruchteten *Scintillans*-Pflanzen keine *Laeta*, doch wäre es möglich, daß unter den ersteren zwei Sorten vorkämen: *Scintillans-Velutina* und *Scintillans-Laeta* und daß die letztere bis jetzt nicht unterschieden werden konnte[1]).

Falls die Kreuzungen die Spaltung in *Laeta* und *Velutina* aufweisen, sind diese beiden Typen konstant und spalten wenigstens keine *Scintillans* ab. Die *Hookeri-laeta* spaltet aber, wie auch sonst (S. 129) *Velutina* ab.

[1]) Vgl. bei *O. lata* § 4: Drillinge und Vierlinge S. 251.

Selbstbefruchtete Bastarde von *Oenothera scintillans*

Kreuzung	Bastard	Anzahl d. Indiv.	*Laeta* %	*Velutina* %	*Scint.* %
O. scintillans × *bien. Chicago*	*Laeta* . . .	140	100	0	0
„ „ × „ „ .	*Velutina* . .	77	0	100	0
„ „ × *Hookeri* . .	*Laeta* . . .	104	31	69	0
„ „ × „ . .	*Velutina* . .	155	0	100	0
„ „ × *Cockerelli* . .	*Laeta* . . .	58	100	0	0
„ „ × „ . .	*Velutina* . .	63	0	100	0
„ „ × *biennis* . .	*Lam.* × *bien.*	60	100		0

Die Bastarde der letzteren Kreuzung hatten einförmig den Typus der *Lamarckiana* × *biennis*, den auch die erste Generation hatte.

Fassen wir das in diesem Paragraphen Behandelte nochmals zusammen, so finden wir, daß *Oenothera scintillans* dadurch inkonstant ist, daß ihre Eizellen und ihr Blütenstaub, nach Art der heterogamen Spezies, nicht dieselben erblichen Eigenschaften haben. Die einen spalten die anderen. Dabei stimmt der Blütenstaub in allen untersuchten Punkten mit demjenigen der typischen *O. Lamarckiana* überein, und werden die Spaltungen somit vorwiegend von den Eizellen bedingt. Diese verhalten sich, in bezug auf die *Scintillans*-Eigenschaft, genau so wie die Eizellen der *Lata* in bezug auf das Merkmal dieser Art, d. h., sie lassen bei allen Kreuzungen, sei es mit *O. Lamarckiana* und deren Derivaten, sei es mit den älteren Arten, in der ersten Generation *Scintillans*-Individuen auftreten. Diese spalten sich nach Selbstbefruchtung wieder, alle anderen daneben entstehenden Bastarde aber sind konstant, vorausgesetzt, daß die entsprechenden Hybride aus Kreuzungen von *O. Lamarckiana* eine einförmige Nachkommenschaft geben.

Die *Oenothera scintillans* verhält sich somit wie die *O. lata* und nicht wie *O. rubrinervis* und *O. nanella*. Dementsprechend kann sie das *Scintillans*-Pangen nicht im inaktiven Zustand enthalten. Es muß in ihr labil, und somit in der *O. Lamarckiana* und allen übrigen Arten inaktiv sein.

E. Abweichende Typen

Kapitel VII

Oenothera oblonga

Tafel XX und XXII

§ 1. Spaltung in der ersten Generation

Oenothera oblonga ist eine der häufigeren Mutanten aus *O. Lamarckiana*, indem sie alljährlich in etwa 1—2 % der Individuen auftritt. Soweit untersucht, bildet sie dann jedesmal sofort eine konstante Rasse, und sind die Merkmale der einzelnen so entstandenen Rassen durchaus dieselben. Sie sind sowohl als ganz junge Rosetten als auch

im späteren Leben stets leicht und mit Sicherheit zu erkennen, und also für Zählungen und Bestimmungen prozentischer Verhältnisse sehr geeignet. Zweijährige Individuen bilden dicke, samenreiche Früchte, auch bei den meisten Kreuzungen, aber einjährig blühende Pflanzen haben oft nur dünne Früchte mit sehr geringer Ernte.

Bei diesen Kreuzungen verhält sich unsere Art durchaus anders als die bisher besprochenen, und zwar so, daß die Erwartung, welche

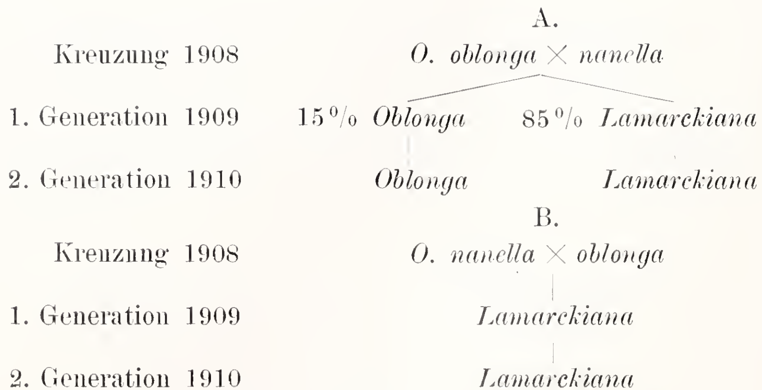


Fig. 107

Oenothera oblonga. In der Mitte ein spät blühendes Exemplar. Links und rechts der untere und der obere Teil einer nahezu verblühten Pflanze. Sept. 1909.

man für eine spezielle Verbindung der *Oblonga* aus den Ergebnissen der entsprechenden Kreuzungen der anderen Derivate ableiten könnte, in der Regel nur etwa halbwegs erfüllt wird. So tritt z. B. überall, wo man eine Spaltung in *Laeta* und *Velutina* erwarten würde, nur die letztere auf.

Ich führe zunächst als Beispiele die beiden reziproken Verbindungen mit *O. nanella* an. Die Stammbäume sind die folgenden:



In diesen beiden Versuchen fällt zunächst auf, daß Zwerge völlig fehlen. Sie entstehen weder in der ersten noch in der zweiten Generation, während in unseren früheren Versuchen mit Zwergen fast stets entweder das eine oder das andere der Fall war. Kreuzt man *O. nanella* mit *Lamarckiana* und ihren Derivaten, so findet man fast stets Zwerge in der ersten Generation; mit *Rubrinervis* und einigen älteren Arten treten diese aber erst in der zweiten auf. Auf Grund unserer Prinzipien und Definitionen müssen wir somit annehmen, daß keine von den beiden dort unterschiedenen Möglichkeiten hier vorliegt, oder m. a. W., daß die *Alta*-Pangene in der *O. oblonga* weder aktiv noch labil sind. Und da die Statur der *Oblonga* sofort lehrt, daß sie auch nicht inaktiv sind, so müssen wir uns nach ganz anderen Ursachen umsehen. Es liegt auf der Hand anzunehmen, daß diese in Assoziationen der Pangene zu suchen sind, wie wir solche z. B. in dem Vorzuge kennen gelernt haben, mit welchem die Zwergstatur sich nach Kreuzungen mit den Eigenschaften der *Laeta* verbindet, während *Velutina*-Zwerge mehrfach dort fehlen, wo man sie erwarten dürfte (vergl. Kap. VIII, § 3). Ich habe diese Assoziationen aber bis jetzt nicht näher untersucht, und muß hier also auf eine eingehendere Auseinandersetzung verzichten.

In zweiter Linie fällt auf, daß die Bastarde in beiden Versuchen ausschließlich oder doch vorwiegend zu den Eigenschaften der gemeinschaftlichen Vorfahren der beiden Eltern zurückkehren. Diesen experimentellen Atavismus habe ich in meiner Mutations-Theorie zumal für *Oenothera lata* × *nanella* beschrieben. Dort treten aber die *Lamarckiana*-Pflanzen in der ersten Generation neben *Lata* und *Nanella* auf, und zwar in ungefähr gleichen Verhältnissen. Hier stehen sie allein, oder fast allein. Man kann die beiden Fälle als parallel betrachten, wenn man annimmt, daß in den *Oblonga*-Kreuzungen ein Teil der zu erwartenden Typen unterdrückt wird.

Diese Auffassung läßt sich nun auch auf die *Oblonga* selbst anwenden. Sie entspricht der Erwartung im Versuch A, nicht aber im Versuch B. Im ersteren verhält sie sich, wie die meisten anderen Derivate, in letzterem würde man sie entweder in der ersten, oder doch in

der zweiten Generation erwarten, aber in beiden fehlt sie. Die einfachste Annahme ist selbstverständlich, daß die beiden reziproken Kreuzungen zu derselben Erwartung berechtigen (d. h., daß die *Oblonga* sich isogam verhält), und somit würde man für die erste Generation für beide eine Dreispaltung in *Oblonga*, *Lamarckiana* und *Nanella* berechnen, welche dann mit den Ergebnissen bei *O. lata* × *nanella* völlig übereinstimmen würde. Das Fehlen von einem oder zweien dieser Typen müßte dann vorläufig unerklärt bleiben.

Mit diesen auffallenden Einschränkungen verhalten sich die sämtlichen von mir geprüften Kreuzungen der *O. oblonga* wie die entsprechenden Verbindungen der anderen Derivate der *Lamarckiana*. Stets treten nur solche Bastarde auf, welche sich auf Grund der Analogie vorhersagen lassen; stets fehlen von diesen aber einer oder zwei Typen.

Aus dem Umstande, daß niemals Spaltungen in der zweiten Generation auftreten, folgern wir, wie für *O. lata* und *O. scintillans*, daß die *Oblonga*-Pangene in *O. oblonga* labil sind; hier aber in den beiden Sexualtypen. Die Spaltungen in der ersten Generation deuten dann darauf hin, daß die betreffenden Erbschaftsträger in *O. Lamarckiana* und ihren meisten Derivaten, sowie in den meisten älteren Arten im inaktiven Zustande verkehren.

Ich führe jetzt die von mir gemachten Kreuzungen in tabellarischer Form an, um zu zeigen, in welchen Fällen *Oblonga* in der ersten Generation auftrat, und in welchen nicht. Die anderen Bastardtypen werde ich dann im nächsten Paragraphen besprechen. Ich bemerke dabei, daß in den Verbindungen mit den älteren Arten die *Oblonga*-Exemplare in gewissem Grade intermediär zwischen diesem Typus und dem anderen Elter sind. Stets tragen sie die Merkmale dieses letzteren mehr oder weniger deutlich zur Schau. Dadurch sind die einzelnen *Oblonga*-Bastarde unter sich verschieden, wenn auch durch so geringe Unterschiede, daß sie sich oft einer Beschreibung entziehen.

Kreuzungen von *O. oblonga*

	Prozent *Oblonga* in	
A	Obl. × A	A × Obl.
I. Mit *Lamarckiana* und deren Derivaten		
Lamarckiana . .	4—14	0
Nanella	15—46	0
Lata	—	0
Rubrinervis . . .	20	0
Scintillans . . .	81	18
II. Mit älteren Arten		
Biennis	40	0
Biennis Chicago .	8—16—38	0
Cruciata	—[1]	0
Cockerelli . . .	41	0
Hookeri	11—24	0
Muricata	—[1]	0

Falls *Oblonga* als Vater benutzt wurde, treten somit mit einer einzigen Ausnahme niemals *Oblonga*-Exemplare auf. Diese Ausnahme ist aber *O. scintillans*, welche ja fast stets in ihren Kreuzungen mit den verschiedensten Arten als Vätern mehrere Prozent *Oblonga* hervorbringt. Für den Umfang der Versuche vergleiche man § 2.

[1]) Keime gelb, meist früh absterbend.

§ 2. Unterdrückte Bastardtypen

In dieser Übersicht fasse ich meine Versuche in drei Gruppen zusammen und behandle erstens die Kreuzungen mit *O. Lamarckiana*, in denen diese Form allein oder neben *Oblonga* unter den Bastarden auftritt. Die zweite Gruppe umfaßt dann die Kreuzungen, in denen man eine Spaltung in *Laeta* und *Velutina* erwarten würde, und die dritte die übrigen, ziemlich vereinzelten Fälle.

Die erste Gruppe umfaßt die folgenden Versuche:

Oenothera oblonga mit *Lamarckiana* und deren Derivaten

Kreuzung	Jahr	Anzahl d. Individ.	*Oblonga* %	*Lamarck.* %	Zweite Gen. aus *Lamarckiana*[5])
O. oblonga × *Lamarckiana*	1907	116	4	93[1])	162 *Lam.*
" " × "	1908	48	4	96	—
" " × "	1911	80	14	85	—
" " × *nanella* . .	1908	40	15	80[2])	174 *Lam.*
" " × " . .	1911	131	46	14[3])	—
" " × *scintillans* .	1910	75	81	17[4])	—
O. Lamarckiana × *oblonga*	1908	70	0	100	140 *Lam.*
O. nanella × "	1908	40	0	100	89 *Lam.*
O. lata × "	1908	15	0	100	164 *Lam.*
O. scintillans × "	1908	63	18	82	147 *Lam.*

Die zweite Generation der *Oblonga* habe ich nur für die Kreuzungen mit *O. Lamarckiana* und *O. nanella* untersucht, in denen die *Oblonga* die Mutter war. Sie war in beiden Fällen einförmig und bestand nur aus typischen *Oblonga*-Exemplaren. Es waren aus *O. oblonga* × *Lamarckiana* 63 und aus *O. oblonga* × *nanella* 84 Exemplare.

Die Arten, welche *O. Lamarckiana* in *Laeta* und *Velutina* spalten, erzeugen aus *O. oblonga* nur den letzteren Zwilling oder diesen mit einigen *Oblonga*-Pflanzen. Ich untersuchte die folgenden Fälle:

Oenothera oblonga, gekreuzt mit *Velutina*-abspaltenden Arten

Kreuzung	Jahr	Anzahl d. Individ.	*Oblonga* %	*Laeta* %	*Velut.* %	Zweite Gen. aus der *Velutina*[6])
O. biennis × *oblonga* .	1911	120	0	0	100	—
O. muricata × " .	1908	133	0	0	100	201
" " × " .	1911	115	0	0	100	—
O. Cockerelli × " .	1911	120	0	0	100	—
O. Hookeri × " .	1908	60	0	0	100	179
" " × " .	1909	150	0	0	100	—
O. oblonga × *bi. Chicago*	1908	60	8	0	92	144
" " × " .	1909	236	16	0	84	—
" " × " .	1911	80	38	0	62	—
" " × *Cockerelli* .	1911	85	41	0	59	48[7])
" " × *Hookeri* .	1909	132	11	0	89	161
" " × " .	1911	80	24	0	75[8])	—

1) Nebst 3 % Mutanten.
2) Nebst 5 % Mutanten.
3) Nebst 39 % *Oblonga*-Zwergen und 1 % *Albida*.
4) Nebst 2 % *Lata*.
5) Anzahl der Individuen in der zweiten Generation.
6) Anzahl der Individuen in der zweiten Generation (— nicht untersucht).
7) Zweite Generation aus einer Kreuzung von 1907, welche aber selbst nur 4 Kinder lieferte.
8) Nebst 1 % *Lata*.

Von der Kreuzung *O. oblonga* × *O. biennis Chicago* (1908) erhielt ich 1909 in der ersten Generation selbstbefruchtete Samen von drei *Oblonga*-Exemplaren. Diese Pflanzen waren zwischen ihren Eltern intermediär. Die Samen gaben im ganzen nur 14 Keimlinge, welche 1912 zu kräftigen Rosetten erwuchsen und sämtlich die intermediäre Gestalt ihrer Mütter wiederholten. Die abgespaltene *O. oblonga* war somit konstant.

Die übrigen mit *O. oblonga* angestellten Versuche sind zu wenig zahlreich, um in Gruppen untergebracht zu werden. Es sind die folgenden:

Oenothera oblonga

Kreuzung	Jahr	Anz. d. Indiv.	*Oblonga* %	Andere %	Zweite Generation [1]
O. oblonga × *biennis*	1908	63	0	100 *Lam.* × *bien.*	115 *Lam.* × *bien.*
„ „ × „	1911	87	40 [2]	35 *Lam.* × *bien.*	— —
„ „ × *rubrin.*	1908	29	20	80 *Rubrinervis*	169 *Rubrinervis*
O. rubrin. × *oblonga*	1908	63	0	100 *Rubrinervis*	157 *Rubrinervis*
O. bien. Chic. × „	1908	143	0	100 *Laxa*	142 *Laxa, Atra* [3]
„ „ × „	1908	60	0	100 *Laxa*	— —
„ „ × „	1911	124	0	100 *Laxa*	— —
O. cruciata × „	1911	58	0	100 *Laxa* [4]	— —

Zu dieser Tabelle ist folgendes zu bemerken: *O. Lamarckiana* gibt mit *Rubrinervis* in den beiden reziproken Verbindungen etwa zur Hälfte *O. subrobusta*, zur anderen Hälfte die eine elterliche Form zurück. Anders verhält sich *O. oblonga* mit *Rubrinervis* in beiden Kreuzungen, denn hier fehlen die *Lamarckiana* sowie die *Subrobusta* und entsteht die völlig spröde Form mit den schüsselförmigen Blüten und den gebogenen Blattstielen (Kulturen 1909).

Oenothera gigas gibt stets intermediäre Bastarde, so auch in Kreuzungen mit *O. oblonga*. Der Typus war dem Bastarde zwischen *O. gigas* und *Lamarckiana* gleich, während daneben Exemplare vorkamen, welche die Eigenschaften der *Oblonga* mit denen der *Gigas* vereinigten, wie solches bereits in Kap. I dieses Abschnittes beschrieben wurde.

Die Derivate der *Lamarckiana* geben mit dem Blütenstaub der *O. biennis* die Zwischenform, welche ich für *O. Lamarckiana* × *biennis* selbst ausführlich beschrieben habe. So auch hier, aber während bei *O. lata* × *biennis* und *O. nanella* × *biennis* die mütterliche Form sich in einem großen Teil der Bastarde der ersten Generation wiederholte, wurde hier die *Oblonga* unterdrückt.

O. biennis Chicago spaltet, wenn ihr weiblicher Sexualtypus mit *O. Lamarckiana* oder deren Derivaten verbunden wird, diese in die konstante *Densa* und die sich weiterhin spaltende *Laxa*. Hier aber trat bisher nur die *Laxa* auf [5].

Alle diese verschiedenartigen Verbindungen verhalten sich aber in einer Hinsicht in derselben Weise, und zwar so, daß von den zu erwartenden Bastardtypen stets einer unterdrückt wird, während *Oblonga*-Exemplare in der einen Gruppe vorkommen, aber in der anderen fehlen (S. 265).

---

[1]) Anzahl der Individuen in der zweiten Generation aus der in der vorletzten Spalte genannten Form.

[2]) Nebst 25 % *Oblonga*-Zwergen.

[3]) *Laxa* und *Atra* in etwa gleichen Verhältnissen.

[4]) Mit einigen undeutlichen Exemplaren von *Densa*.

[5]) Außerdem zwei Exemplare von *O. velutina*. Vergl. S. 151 und 235 und den IV. Abschn., Kap. I, § 3.

F. Zusammenfassung

§ 1. Gruppierung der beobachteten Fälle

Aus den in diesem Abschnitt niedergelegten Erfahrungen geht klar hervor, daß die Gruppe der Oenotheren sich nicht nur durch die Vorgänge des Mutierens, sondern auch durch ihr eigentümliches Verhalten bei Kreuzungen vor den meisten anderen Pflanzen auszeichnet. Zwar läßt sich nicht behaupten, daß diese Erscheinungen ihnen speziell eigen sind, denn es deuten zahlreiche Beobachtungen darauf hin, daß Ähnliches auch sonst unter Pflanzen und Tieren vorkommt. Aber in demselben Umfange und mit gleich leichter Zugänglichkeit für die experimentelle Behandlung sind sie bis jetzt noch nicht nachgewiesen worden. Dazu kommt, daß vieles auf innige Beziehungen zwischen den Vorgängen bei den Bastardierungen und beim Mutieren hindeutet. Indem wir diesen letzten Punkt erst im nächsten Abschnitt zu behandeln haben werden, lohnt es sich den ersteren in möglichst einfachen und übersichtlichen Zügen darzulegen.

Einerseits handelt es sich dabei um das Verhalten der *Oenothera Lamarckiana* selbst gegenüber anderen, von ihr unabhängigen Arten, wie wir es im vorigen Abschnitt geschildert haben. Die Spaltungen, welche diese letzteren in gewissen Merkmalen der *Lamarckiana* und namentlich in den als *Laeta* und *Densa* bezeichneten Komplexen von Eigenschaften hervorrufen, weisen unseren mutierenden Pflanzen bereits eine eigene Stellung in der Bastardlehre an. Anderseits sind die Merkmale zu berücksichtigen, welche unmittelbar Veranlassung zu den Mutationen geben, welche, wenn man es so ausdrücken darf, selber beim Mutieren umschlagen. In der *Lamarckiana* sind sie meist im mutabelen, in den betreffenden Derivaten aber im mutierten Zustande vorhanden. Unsere Versuche haben gelehrt, daß sie sich bei Kreuzungen vielfach in eigener Weise verhalten.

Es scheint mir zweckmäßig, die beschriebenen Fälle in vier Gruppen zusammenzufassen, und jede Gruppe mit einem eigenen Namen zu belegen. Umfaßt sie nur ein Beispiel, so ergibt sich der Name von selbst; umfaßt sie deren mehrere, so wähle ich dafür die am eingehendsten untersuchte Form. Zu bemerken ist, daß es sich dabei stets nur um ein einziges Merkmal handelt, die übrigen bleiben zunächst außer acht, auch wo sie sich tatsächlich an den Bastardierungserscheinungen beteiligen. Die vier Gruppen sind die folgenden:

A. *Gigas*-Gruppe. Entstehung von intermediären Hybriden (Tafel IV und XIX).

B. *Brevistylis*-Gruppe. Spaltung nach der MENDELschen Regel.

C. *Nanella*-Gruppe. Spaltung bisweilen in der ersten, bisweilen in zweiten Generation. *O. nanella* und *O. rubrinervis* (Taf. XXI).

D. *Lata*-Gruppe. Spaltung stets bereits in der ersten Generation, oder doch niemals erst in der zweiten. *O. lata*, *O. scintillans*, vielleicht auch *O. oblonga* (Tafel XXII).

Soweit meine Erfahrungen gehen, reicht das Studium der zweiten Generation bei diesen Kreuzungen für die Beurteilung aus, indem die dritte und die späteren Generationen sich stets wie diese verhalten.

Betrachten wir jetzt die einzelnen Gruppen eingehender.

A. Die *Gigas*-Gruppe. *Oenothera gigas* ist die einzige unter meinen bisherigen neuen Arten, welche stets einförmige intermediäre Bastarde gibt. Und zwar in bezug auf das *Gigas*-Merkmal mit allen bis jetzt darauf geprüften Arten, seien diese selbst Derivate der *Lamarckiana*, oder aber ältere Arten. Dazu kommen zwei in der Bastardlehre wichtige Punkte: Die herabgesetzte Fertilität, und die Konstanz der Bastardformen. Die Verminderung der Fertilität zeigt sich bereits in der Schwierigkeit der Kreuzungen; die kastrierten und künstlich befruchteten Blüten setzen häufig gar keine Samen an, meist nur einen geringen Betrag und nur selten geben sie eine anscheinend normale Ernte. Dieses gilt sowohl, wenn *O. gigas* selbst kastriert wird, als wenn ihr Blütenstaub auf fremde Narben gebracht wird. Eine so stark herabgesetzte Fertilität gilt in der Bastardlehre sonst häufig für einen Beweis sehr geringer Verwandtschaft zwischen den beiden fraglichen Arten. Bekommt man Samen und erwachsen aus diesen die Bastarde, so sind die Pflanzen zwar meist üppig und kräftig, setzen auch bei freier Befruchtung (also wohl vorwiegend bei Insektenbestäubung mit dem Pollen der *Lamarckiana)* reichlich Früchte an, sind aber mit ihrem eigenen Pollen entweder völlig oder doch fast völlig unfruchtbar. Nur selten konnte ich eine zweite Generation aus ihnen ableiten, und nur in einem einzigen, ganz vereinzelten Falle erhielt ich eine fruchtbare und konstante Rasse *(O. gigas × Lamarckiana).*

Oenothera gigas spaltet mit einigen anderen Derivaten in bezug auf das diese kennzeichnende Merkmal. Dabei sind dann beide Bastardformen intermediär; die eine zwischen *O. gigas* und dem anderen Elter, die andere zwischen *O. gigas* und *O. Lamarckiana*, dem gemeinschaftlichen Vorfahren.

In bezug auf die Entstehung von intermediären Hybriden stimmt *O. gigas* mit den älteren Arten der ganzen Gruppe überein. Denn, wie wir im zweiten Abschnitt gesehen haben, gilt dort die Regel allgemein, obgleich bei heterogamen Arten selbstverständlich die Bastardform intermediär ist zwischen dem für die Kreuzung gewählten Sexualtypus und dem anderen Elter. Auch wenn *O. gigas* mit einer heterogamen Art verbunden wird, ist hierauf stets Rücksicht zu nehmen.

B. Die *Brevistylis*-Gruppe. Die Kurzgriffligkeit beruht auf dem teilweisen Verluste des unterständigen Fruchtknotens. Sie ist eine regressive Eigenschaft und folgt mit zahlreichen anderen derartigen Merkmalen den MENDELschen Regeln, wie ich bereits in meiner Mutationstheorie dargetan habe. Dem ist nur zuzufügen, daß sie sich auch den älteren Arten gegenüber so verhält, unabhängig von den Kombinationen, in denen die Differenzpunkte sonst in den Hybriden auftreten mögen.

C. Die *Nanella*-Gruppe. Die Zwerge unterscheiden sich von der Mutterart durch den Verlust des die hohe Statur bedingenden Faktors,

die *O. rubrinervis* aber durch den Verlust der Festigkeit der Fasern und der damit zusammenhängenden Eigenschaften. Beide Arten sind somit regressive Varietäten. Sie verhalten sich in ihren Kreuzungsergebnissen durchaus parallel und bilden deshalb eine in sich geschlossene Gruppe (vergl. Kap. III S. 190).

Den anderen Arten gegenüber verhalten sie sich aber nicht stets in derselben Weise, sondern nach zwei verschiedenen Normen. Mit der Mutterart und mit den meisten ihrer Abkömmlinge spalten sie bereits in der ersten Generation, mit den älteren Arten aber fast ausnahmslos nicht in dieser, sondern erst in der zweiten. In diesen letzteren Fällen schließen sie sich an die *Brevistylis*-Gruppe an, jedoch mit einigen Abweichungen. Diese sind teils durch ihre eigene anderweitige Spaltungsfähigkeit bedingt, teils aber durch die Heterogamie der Arten, mit denen sie verbunden werden.

Werden *O. rubrinervis* und *O. nanella* bei einer Kreuzung in die Zwillinge *Laeta* und *Velutina* gespalten, wie dieses ja häufig der Fall ist, so pflegt die Abspaltung von Rotnerven bezw. Zwergen in der zweiten Generation auf die eine dieser beiden Formen beschränkt zu sein. Die Rotnerven werden dabei vorzugsweise aus der *Laeta*, die Zwerge zumeist nur aus der *Velutina* hervorgebracht. Vergl. z. B. *O. rubrinervis* × *biennis Chicago* mit *O. muricata* × *nanella* (S. 197 und 219).

Die Verbindung mit einer heterogamen Art kann die Bastard-Spaltung zu einer einseitigen machen. Es entstehen dann Bastarde, welche sich in dem einen Geschlecht analog den MENDELschen Regeln spalten, in dem anderen aber nicht. Sie können zwar den einen konstanten Typus abspalten, nicht aber den anderen. Man sieht dieses am besten, wenn man *O. muricata* × *nanella* mit *O. rubrinervis* × *nanella* vergleicht, denn bei der ersteren spalten die *Velutina*-Exemplare nur Zwerge ab, bei der letzteren trennen die *Subrobusta*-Pflanzen sich in drei Gruppen: konstante Rotnerven, spaltungsfähige *Subrobusta* und konstante Zwerge (S. 215).

Viel wichtiger sind die Spaltungen in der ersten Generation. Diese gehören zu den am meisten charakteristischen Eigentümlichkeiten der *Oenothera Lamarckiana* und ihrer Verwandten. Zwar fehlen sie sonst im Pflanzenreich nicht, ihre Beziehungen zu anderen Erscheinungen treten aber bis jetzt nirgends so klar ans Licht wie hier. Wir können auch hier zwei Gruppen unterscheiden. Erstens die Spaltungen der *Laeta*- und *Densa*-Eigenschaften, welche von manchen älteren Arten in der *O. Lamarckiana* hervorgerufen werden und welche in derselben Weise eintreten, wenn man bestimmte Derivate dieser letzteren Art an ihrer Stelle benutzt. Zweitens aber die Spaltungen, welche die Mutations-Merkmale selbst bedingen, sei es bei der Kreuzung der betreffenden Mutante mit der Mutterart, sei es mit einer anderen Mutante. So besteht z. B. die erste Generation von *O. rubrinervis* × *Lamarckiana*, sowohl wie diejenige von *O. rubrinervis* × *nanella* teilweise aus rot-

nervigen *Subrobusta*-Pflanzen, teilweise aus grünen Individuen mit den Merkmalen der *Lamarckiana*.

Die echten Zwillinge sind stets intermediäre Bastarde zwischen dem einen Elter und der betreffenden Merkmalsgruppe der *Lamarckiana*. In der *Laeta* herrschen die letzteren vor, in der *Velutina* die ersteren. Dementsprechend bilden die *Laeta* aus den verschiedensten Kreuzungen eine sehr einheitliche Gruppe (vergl. Tafel XIII und XVII), während die *Velutina* mehr oder weniger ausgeprägt den Typus des anderen Elters bezw. von dessen Sexualtypus, zur Schau tragen (vergl. namentlich *O. Hookeri-Velutina* mit *O. Hookeri* selbst, Tafel XIV mit VIII).

Kreuzt man aber die Mutanten mit der Mutterart oder unter sich, so entstehen in der Regel keine neuen Bastardtypen, sondern es sind die beiden Spaltungsprodukte den beiden Eltern, bezw. einem der Eltern und der *O. Lamarckiana* wenigstens äußerlich gleich. Die beiden Produkte sind dann in der zweiten und den folgenden Generationen konstant und nicht von den Mutterarten unterschieden. Diese Art der Spaltungen ist für die Mutationsgruppe der *O. Lamarckiana* kennzeichnend, und kommt nicht vor, wenn man die älteren Arten von *Oenothera* unter sich verbindet.

Aus diesen Auseinandersetzungen geht hervor, daß die erblichen Eigenschaften der Faserfertigkeit und der hohen Statur, welche in den Rotnerven bezw. den Zwergen untätig sind, in den übrigen Arten wenigstens in zwei verschiedenen Zuständen vorkommen müssen. In dem einen bedingen sie Spaltungen in der ersten Generation, in dem andern aber erst in der zweiten. Der eine Zustand findet sich bei der *Lamarckiana* und mehreren ihrer Derivate, der andere ist aber unter den älteren Arten verbreitet.

D. Die *Lata*-Gruppe ist durch das Vorwalten der Spaltungen in der ersten Generation und durch die Abwesenheit von erst in der zweiten auftretenden Spaltungen gekennzeichnet. Die in der ersten Generation auftretenden Spaltungen wiederholen sich dann in der zweiten und den folgenden, und zwar in derselben Weise wie in der ersten; im Falle der *O. lata* habe ich dies durch neun Generationen verfolgt (Mut. Th. II S. 406). Spaltungen, welche in der ersten Generation nicht auftreten, fehlen aber auch in den folgenden. Zwar kommt es auch hier bisweilen vor, daß Spaltungen, welche man erwarten würde, unterbleiben; die Ursache dieser Erscheinung habe ich aber nicht eingehender untersucht (vergl. unten § 3).

Diese Einförmigkeit der Kreuzungsergebnisse mit allen anderen Arten lehrt, daß die fraglichen Eigenschaften überall, mit Ausnahme der betreffenden Mutante, in demselben Zustand vorkommen, und zwar sowohl bei der *Lamarckiana* selbst und ihren übrigen Derivaten, als bei den älteren Arten.

Die drei Glieder dieser Gruppe, *O. lata*, *O. scintillans* und *O. oblonga* stimmen in diesen Beziehungen in ihren weiblichen Organen durchaus überein. In den männlichen zeigen sie aber Unterschiede. *O. ob-*

longa ist als isogam aufzufassen, denn wenn sie auch in ihren Pollen-Bastarden sich nicht genau so verhält wie in den Eizellen-Bastarden, so sind doch die Differenzen keine prinzipiellen, sondern nur solche, welche durch den überwiegenden Einfluß anderer Erbschaften bedingt werden können. Während ihre Eizellen-Bastarde in der ersten Generation ziemlich regelmäßig *Oblonga*-Exemplare enthalten, fehlen diese in den meisten Fällen in den Pollen-Bastarden. *Oenothera scintillans* ist heterogam, sie hat im Pollen ganz andere Erbschaften als in den Eizellen; sie wiederholt ihre Form aus dem ersteren nicht, wohl aber aus den letzteren. So weit untersucht, stimmen die Erbschaften ihres männlichen Sexualtypus mit denen der *O. Lamarckiana* überein, und daraus darf man folgern, daß sie nur im weiblichen Geschlecht, d. h. in dem weiblichen Sexualtypus mutiert worden ist. *O. lata* selbst ist rein weiblich, und die Bastarde, welche ihren Typus wiederholen, behalten dabei in der Regel auch diese Eigenschaft. Ausreichend fertil sind die *Lata*-Exemplare eigentlich nur bei *O. lata* × *Hookeri* und *O. lata* × *semilata*. Hier aber wiederholen sich die Spaltungen nach Selbstbefruchtung und sind die Verhältnisse somit denen der *O. scintillans* analog.

§ 2. Latente Mutationen

Im vorigen Paragraphen haben wir unsere Betrachtungen auf diejenigen Merkmale beschränkt, welche für die einzelnen Mutationen kennzeichnend sind. Es können aber die Mutanten nebenbei noch andere Eigenschaften besitzen, welche sie äußerlich nicht verraten, welche aber beim Studium ihrer Kreuzungen ans Licht treten. Wir unterscheiden demnach „einfache Mutationen“ von den „zusammengesetzten“. In den ersteren ist nur die kennzeichnende Erbschaft verändert, in der letzteren nebenbei noch eine oder mehrere andere. Diese sekundären Mutationen können wir als latente andeuten, da sie nur auf indirektem Wege der Untersuchung zugänglich sind.

Als einfache Mutationen betrachten wir somit jene Fälle, in denen die fragliche Mutante sich, abgesehen von ihrem eigenen Merkmal, bei Kreuzungen verhält wie die Mutterart, *O. Lamarckiana*. Als Beispiel führe ich *O. nanella* an. Sie zeigt dieselben *Laeta*- und *Densa*-Spaltungen wie die *O. Lamarckiana*, und zwar sind jedesmal die beiden auftretenden Zwillingsbastarde denen der Mutterart zum Verwechseln ähnlich. Sie spaltet mit *O. rubrinervis* in derselben Weise wie *O. Lamarckiana* und ebenso mit *O. lata*, abgesehen von den Zwergen. Sie verhält sich gegenüber *O. oblonga* wie die Mutterart und gibt mit *O. gigas*, neben Zwergen, dieselben intermediären Bastarde wie diese. Sie ist somit in allen ihren Kreuzungen, abgesehen von dem Zwergmerkmal, eine unveränderte *Lamarckiana*. Oder mit anderen Worten: bei der Entstehung von *O. nanella* aus *O. Lamarckiana* werden keine anderen Eigenschaften in Mitleidenschaft gezogen.

Anders verhält es sich bei *O. rubrinervis*. In ihr geht nicht nur die Faserfestigkeit verloren, sondern es ändert sich auch das Verhalten

gegenüber den Zwergen (vergl. S. 214). *O. nanella* gibt mit *O. Lamarckiana* und deren Derivaten als Regel eine Spaltung des Zwergmerkmals in der ersten Generation: neben hohen Individuen entstehen Zwerge in größerer oder geringerer Anzahl, in vielen Fällen etwa in gleicher Zahl wie die hohen. So z. B. mit *O. brevistylis*, *O. lata*, *O. scintillans* und *O. gigas*. Bei der Kreuzung von *O. nanella* mit *O. rubrinervis* fehlen aber in der ersten Generation die Zwerge, und zwar in den beiden reziproken Verbindungen. Erst in der zweiten traten sie auf, und hier nicht aus den *Lamarckiana*-Exemplaren, sondern nur aus den Bastarden mit der Gestalt der *O. subrobusta*. Die Spaltung folgt dann für diese der MENDELschen Regel, soweit sie untersucht wurde.

Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß die Statureigenschaft, deren Fehlen die Gestalt der Zwerge bedingt, sich in der *O. rubrinervis* in einem anderen Zustande befindet als in der *O. Lamarckiana*. Und diese Veränderung muß man, trotzdem sie äußerlich sich durch nichts verrät, ebenso gut als eine Mutation betrachten, wie die Umwandlung der Faserfestigkeit. Sie ist eine latente Mutation.

Wiederum anders verhält sich *Oenothera scintillans*. Auch hier beschränkt sich die Mutation nicht auf die sichtbaren Merkmale. Doch bedarf es keiner Kreuzung um das Weitere zur Schau zu bringen; es genügt dazu die Fortpflanzung durch Selbstbefruchtung. Denn bei dieser spaltet sich die Art in zwei Typen, *O. scintillans* selbst und *Lamarckiana*. Die erstere wiederholt die Spaltung in gleicher Weise in den folgenden Generationen, die letztere ist aber konstant. Für eine wildwachsende Art würde eine solche Inkonstanz sehr bald ein völliges Aussterben herbeiführen, weil auf einem gegebenen Areal die Anzahl der zur *Lamarckiana* zurückgetretenen Individuen bald ausreichend groß sein würde um jeden verfügbaren Platz zu besetzen, und die schwächeren *Scintillans*-Pflanzen somit zu verdrängen[1]). In den experimentellen Kulturen aber schadet die fragliche Eigenschaft offenbar nicht.

Sie findet ihre Erklärung in der Annahme, daß die bei den älteren Arten ausführlich studierten Erscheinungen der Heterogamie hier Anwendung finden. Jene Arten sind allerdings konstant; inkonstante kann es aus den soeben angeführten Gründen in der Natur, wenigstens unter ein- und zweijährigen Arten wohl nicht geben. Für die vorgeschlagene Anwendung des Prinzips bietet solches aber keine Schwierigkeit. Ich nehme an, daß der Pollen der *O. scintillans* die erblichen Eigenschaften der Mutterart, *O. Lamarckiana*, unverändert wiederholt, und daß somit die *Scintillans*-Merkmale nur mittels der Eizellen den Nachkommen übermittelt werden. Daß diese Annahme richtig ist, glaube ich durch meine Kreuzungen ausreichend erwiesen zu haben, denn die Eizellen-Bastarde wiederholen die *Scintillans*-Merkmale wenigstens in einem guten Teile der Individuen, während die Pollen-Bastarde solches niemals tun.

---

[1]) Es kommt hier das Gesetz von DELBOEUF in Betracht, vergl. die Mutations-Theorie, Bd. I S. 148.

Welche Eigenschaft bei den älteren Arten die Heterogamie bedingt, wissen wir nicht, und deshalb kann dieser Punkt auch für *O. scintillans* unerörtert bleiben. Dennoch ist es klar, daß es eine viel weiter verbreitete Erbschaftseinheit ist, als jene, welche die glänzenden Blätter und die übrigen speziellen Merkmale unserer Art bedingt. Das Auftreten der Heterogamie beim Mutieren von *Lamarckiana* in *Scintillans* ist somit ein sekundärer Vorgang, welcher als eine Mutation einer anderen Eigenschaft (u. z. derjenigen, welche in *O. Lamarckiana* die Isogamie bedingt) betrachtet werden muß. In der Mutante, d. h. der Anfangspflanze der Rasse selbst, ist sie unsichtbar, und deshalb muß sie als latente Mutation bezeichnet werden.

In einem sehr speziellen Punkte weicht *Oenothera gigas* in ihren Kreuzungen von der Mutterart ab. Ich meine die Fähigkeit, durch gewisse ältere Arten in *Laeta* und *Velutina* gespalten zu werden. Diese geht ihr, soweit meine Untersuchungen reichen, durchaus ab. Auch *Densa*-Spaltungen habe ich bei *O. gigas* niemals beobachtet. Es deutet dieses somit auf den unsichtbaren Verlust der betreffenden Spaltungsfähigkeiten bei der Entstehung der *O. gigas* hin.

Allerdings fluktuiert die Blattbreite bei ihr äußerst stark und kommen häufig Exemplare mit anscheinend mutierten, linealischen oder sonst auffallend abweichenden Blättern vor. Dieser Umstand wirkt selbstverständlich störend auf die Beurteilung, da nur zu häufig schmalblättrige Formen die Gestalt der *Velutina* vortäuschen können. Demgegenüber fehlen diese Formen wieder so oft, oder sind sie doch so selten, daß diese Auffassung von selbst hinfällig wird. Auch stimmen die übrigen Merkmale dazu nicht. Wesentlich aber ist, daß sie in Bastardkulturen dieselben sind, wie in der von Anfang an rein kultivierten Art selbst.

Ich folgere daraus, daß die *Laeta*- und *Densa*-Eigenschaften sich in der *O. gigas* in einem anderen Zustande vorfinden als in der *Lamarckiana*, und daß auch hier somit eine latente Mutation vorliegt.

Als latente Mutationen betrachte ich somit:

1. Die Umlagerung der Staturerbschaften in *O. rubrinervis*.
2. Die Umlagerung der die Spaltbarkeit bedingenden Eigenschaften der *Laeta*- und der *Densa*-Merkmale in *O. gigas*.
3. Die Entstehung der Heterogamie in *O. scintillans*.

Diese latenten Mutationen begleiten die sichtbaren; ob solches ausnahmslos und notwendigerweise der Fall ist, bleibt aber noch zu untersuchen. Es wären z. B. dazu Rassen von *O. rubrinervis* aufzusuchen, welche mit *O. nanella* bereits in der ersten Generation Spaltungen geben würden. Auch scheint es nicht unmöglich, einmal eine konstante Rasse von *O. scintillans* entstehen zu sehen.

§ 3. Assoziationen mutabeler Eigenschaften

Die in diesem und in dem vorigen Abschnitt beschriebenen Erscheinungen fügen sich im allgemeinen gewissen einfachen Regeln,

welche sich auf Grund unserer Vorstellungen gut begreifen lassen. Widersprüche oder Ausnahmen kommen in den klar ermittelten Einzelversuchen nicht vor. Wohl aber gibt es Fälle, in denen gewisse spezielle Regeln auftreten, welche anscheinend mit den aus den Hauptregeln abzuleitenden Erwartungen nicht übereinstimmen, und welche somit vorläufig unverständlich bleiben. Diese Fälle gelten teilweise den Zahlen, d. h. den prozentischen Verhältnissen, teilweise aber dem Fehlen von Spaltungen, d. h. dem Auftreten eines einzigen Bastardtypus, wo man deren zwei erwarten würde. Die erste Gruppe werde ich im nächsten Paragraphen zu beleuchten suchen, die letztere kann allerdings als ein extremer Fall der ersteren betrachtet werden, braucht das aber nicht immer zu sein, und verdient aus diesem Grunde eine besondere Besprechung.

Im voraus bemerke ich dabei, daß die jetzt folgende Auseinandersetzung nur ein Zusammenfügen von auffallenden Tatsachen ist, welche sich bei meiner Analyse der erblichen Eigenschaften der mutierten Arten nebenbei ergeben haben. Auf ein spezielles Studium ihrer Ursachen habe ich verzichtet, weil mich dieses zu weit von meinem eigentlichen Ziele ableiten würde. Ich möchte nur die Vermutung aussprechen, daß zwischen den von mir studierten Eigenschaften vielfach gegenseitige Beziehungen bestehen, mittels deren die einen die anderen beeinflussen können. Diese Vermutung ist eine unmittelbare Folgerung aus den Prinzipien der Pangenesis-Lehre[1]) und die Assoziationen scheinen mir auch auf den Vorgang des Mutierens selbst einen sehr wesentlichen Einfluß auszuüben[2]). Welcher Art sie sind, habe ich bis jetzt nicht untersucht. Vielleicht sind die Träger der assoziierten Erbschaften in manchen Fällen miteinander verbunden, vielleicht genügt auch eine einfache Nachbarschaft, um die einen in die Wirkungssphäre der anderen zu bringen. Am einfachsten könnte man vielleicht behaupten, daß manche derartige Einheiten in ihren Reaktionen auf äußere Einflüsse durch ihre Nachbarn mehr oder weniger beschränkt werden können.

Wo bei einer Kreuzung zwei verschiedene Eigenschaften gespalten werden, läßt sich das zu erwartende Ergebnis im voraus berechnen aus der Annahme, daß beide Spaltungen voneinander unabhängig verlaufen. Treten z. B. beide in der ersten Generation ein, so wird man vier Typen vorhersagen, und deren Auftreten in gleichen Zahlenverhältnissen erwarten. Fehlt von diesen vier Typen der eine, oder tritt er nur in ganz vereinzelten Exemplaren auf, so deutet dieses offenbar auf eine besondere Ursache hin. Einen solchen Fall fanden wir bei den Drillingen und Vierlingen (diesen Abschnitt Kap. V § 4 S. 251), welche aus der Kreuzung von *O. lata* mit einigen der älteren Arten, namentlich mit *O. Hookeri* entstehen. Die Verbindung *Lata-velutina* tritt in dem zu erwartenden

---

[1]) Intrazellulare Pangenesis, S. 21 und sonst; Die Mutations-Theorie, Bd. I S. 21—33, 223, 377 usw.

[2]) Die Mutations-Theorie, Bd. II S. 695 usw.

Verhältnis auf, während *Lata-laeta*-Exemplare entweder fehlen oder doch äußerst selten sind.

Ein zweiter Grund für Berechnungen ist der bereits oben erörterte. Falls keine latenten Mutationen vorliegen (§ 2), nehmen wir an, daß die nicht sichtbar mutierten Eigenschaften der *O. Lamarckiana* auch innerlich unverändert auf die betreffende neue Art übergegangen sind. In diesbezüglichen Kreuzungen müssen sich somit die Derivate genau so verhalten wie ihre Mutterart. Ist dem nicht so, d. h. lehren die gefundenen Zahlen ein anderes Verhältnis kennen, so deutet dieses wiederum auf die Mitwirkung einer bekannten Ursache hin. Beispiele dafür werden wir namentlich im nächsten Paragraphen vorführen.

Nach diesen Auseinandersetzungen komme ich zur Besprechung der einzelnen Fälle.

Assoziation von *Laeta* und *Nanella*. Wenn bei einer Kreuzung *Laeta* und *Velutina* entstehen und man gleichzeitig das Auftreten von Zwergen neben den hohen Pflanzen erwarten darf, geschieht es gar häufig, daß alle Zwerge ausnahmslos gleichzeitig die Merkmale der *Laeta* tragen, und daß somit *Velutina*-Zwerge durchaus fehlen. Beide Typen sind fast stets leicht und deutlich voneinander zu unterscheiden; die *Laeta*-Zwerge haben die Gestalt der echten *O. nanella*, die *Velutina*-Zwerge aber diejenige der *O. murinella* usw. Ähnliches kommt bei Kreuzungen von *O. rubrinervis* vor. Ich führe als Beispiel die folgenden Fälle an[1]).

Tabelle über die einseitige Verbindung der Merkmale von *Laeta* mit der Zwergstatur.

A. *Laeta*-Spaltung.

	Zwerge		Hohe Ex.		
	Laeta %	*Velutina* %	*Laeta* %	*Velutina* %	
O. (murin. × nan.) laeta × murin.	48—54	0	0	46—52	S. 222
O. „ *velutina × Lamarck.*	11—51	0	19—30	19—70	S. 225
O. (bien. × nan.) laeta × nanella	97	0	0	3	S. 233
O. (Cock. × nan.) laeta × velutina	31	0	—	—	S. 232
O. „ *velutina × laeta*	33	0	—	—	S. 232

B. *Rubrinervis*-Spaltung[2]).

	Zwerge.		Hohe Ex.	
	Lam.-Typus	*Subrob.*	*Lam.*-Typus	*Subrob.*
O. Lam. × (rubrin. × nan.) Zwerg	20	0	3	77
O. (rubri. × nan.) Zwerg × *Lam.*	43	0	25	32

Beschränkte Spaltung in der zweiten Generation. Überall wo die erste Generation in *Laeta* und *Velutina* oder sonst gespalten wird und darauf in der zweiten ein anderes Merkmal sich spaltet, könnte man erwarten, daß solches in den beiden ersten Spaltungstypen in gleicher Weise geschehen würde. Solches ist denn auch beim *Brevistylis*-Merkmal stets der Fall (Kap. II S. 188—190) und dieses darf also als frei von Assoziationen betrachtet werden. Ähnlich verhält es sich mit der *Rubrinervis*-Eigenschaft bei der *Densa*-Spaltung durch *Oen. biennis Chicago*. Anders verhält es sich aber in den anderen Fällen mit den Erbschaftseinheiten, deren Unwirksamkeit die Gestalt der *Rubrinervis*, bezw. jene der *Nanella* bedingen. Hier ist es Regel, daß nur eine von den beiden Anfangstypen sich nachher spaltet. Und zwar wird *Rubrinervis* stets nur von der *Laeta*,

[1]) Weitere Beispiele teils in denselben Originaltabellen wie die angeführten, teils auch sonst.

[2]) Vergl. S. 216.

und *Nanella* stets nur von der *Velutina* abgetrennt. Man vergleiche die folgenden Stammbäume:

A. Abspaltung nur aus *Laeta*:
- *O. rubrinervis* × *biennis Chicago*. S. 197.
- *O. Cockerelli* × *rubrinervis*. S. 199.
- *O. rubrinervis* × *Cockerelli*. S. 200.

B. Abspaltung nur aus *Laxa* bezw. aus *Laxa* und *Densa*.
- *O. bien. Chicago* × *rubrinervis*. S. 204.
- *O. bien. Chicago* × *nanella*. S. 235.

C. Abspaltung nur aus *Velutina*.
- *O. muricata* × *nanella*. S. 219.
- *O. Cockerelli* × *nanella*. S. 231.
- *O. nanella* × *Cockerelli*. S. 229.
- *O. Hookeri* × *nanella*. S. 227.
- *O. nanella* × *Hookeri*. S. 228.
- *O. biennis* × *nanella*. S. 233.
- *O. nanella* × *biennis Chicago*. S. 233.

D. Abspaltung nur aus *Subrobusta*.
- *O. rubrinervis* × *nanella*. S. 215.
- *O. nanella* × *rubrinervis*. S. 215.

In der Gruppe B. kann die *Laxa* sowohl *Rubrinervis* als auch *Nanella* abspalten, während eine Dissoziation der *Densa* nur für *Rubrinervis* beobachtet wurde. In der Gruppe D. entstehen *Lamarckiana*-Exemplare, welche keine *Nanella* hervorbringen können, während die rotnervigen Individuen solches wohl tun. Auch gibt es einige Fälle, in denen weder *Laeta* noch *Velutina* eine Spaltung in der zweiten Generation gezeigt haben (Kreuzung von *O. biennis* bezw. *O. muricata* mit *O. rubrinervis*).

Das Durchgehen dieses Unterschiedes zwischen *O. rubrinervis* und *O. nanella*, welche ja beide Verlust-Varietäten sind, macht es klar, daß hier spezifische Ursachen mitwirken (vergl. oben S. 202).

Ausschließliches oder doch vorherrschendes Auftreten von Zwergen bezw. Rotnerven. Auch in der ersten Generation nach einer Kreuzung fehlt bisweilen der eine von zwei erwarteten Typen. Diesen Fall beobachtete ich erstens, wenn *O. nanella* mit *O. biennis* befruchtet wurde, und zweitens in manchen Verbindungen von Zwergen mit Exemplaren des hohen *Laeta*-Typus.

Vergleicht man die Angaben auf S. 241, so sieht man, daß aus *O. nanella* × *biennis* das eine Mal (Kreuzung 1899) 96% Zwerge nebst 4% hohen Exemplaren, das andere Mal (Kreuzungen 1900—1908) nur Zwerge entstanden sind. Offenbar würde man aus dieser Verbindung entweder gar keine Zwerge oder höchstens etwa 50% erwarten. Das erstere bei Abwesenheit, das letztere bei Anwesenheit labiler Statur-Pangene im männlichen Sexualtypus der *O. biennis*. Das Vorkommen von 96—100% Zwergen kann aus den Prinzipien unseres Systems nicht erklärt werden und muß somit vorläufig auf noch unbekannte Ursachen zurückgeführt werden[1]).

Gerade so verhält es sich in manchen Verbindungen der *O. nanella* mit dem Zwillingsbastarde *Laeta*, zumal wenn dieser aus einer Kreuzung eines Zwerges entstanden war. Ich führe nur die beiden folgenden Beispiele an:

- *O. nanella* × *(muric.* × *nan.) laeta* . . . . . . 100% Zwerge S. 222.
- „ × *(Cock.* × *nan)* „ . . . . . . 100% „ S. 232.

Kreuzungen von *O. murinella* mit diesen beiden Vätern gaben dasselbe Resultat. Diesen gegenüber kann man aber stellen:

- *O. nanella* × *(bien.* × *Lam.) laeta* . . . . 97—100% Zwerge S. 223.
- „ × *(nan.* × *Cock.) laeta* . . . . 19 % „ S. 230.

Die beiden letzteren Versuche, denen sich auch andere anreihen lassen, zeigen wenigstens, daß es sich hier um ganz spezielle Verhältnisse handelt, da der Ausschluß des

[1]) Nicht unwahrscheinlich ist es mir, daß hier auch äußere Einflüsse, wie Düngung usw., im Spiel sind.

hohen Typus verschwindet, sobald man zu etwas anderen, wenn auch ganz analogen Verbindungen greift.

Noch schwieriger zu deuten sind die abweichenden Erscheinungen bei *O. rubrinervis*. Wenn man *O. biennis* mit ihr befruchtet, so erhält man *Laeta* und *Velutina*, welche weiterhin keine *Rubrinervis*-Exemplare abspalten. Kreuzt man aber diese *Laeta* mit der *Velutina* oder umgekehrt, so treten ausschließlich *Rubrinervis*-Pflanzen auf (S. 202). Das fragliche Spaltungsvermögen fehlte also nicht, konnte sich aber dennoch nicht äußern. Einen anderen Fall bilden die *Laeta* und *Velutina* aus *O. rubrinervis* × *Cockerelli*, wenn man sie miteinander kreuzt (S. 200). Von ihnen spaltet die erstere bei Selbstbefruchtung in der nächsten Generation *Rubrinervis* ab, die letztere nicht. Kreuzt man sie nun miteinander, so tritt gleichfalls *Rubrinervis* auf, aber in solcher Weise, daß sie die zu erwartende *Laeta* vertritt und teilweise sogar völlig verdrängt.

Schließlich habe ich noch auf die Kreuzungen von *O. oblonga* hinzuweisen, bei denen die Unterdrückung zu erwartender Bastardtypen wohl am höchsten ausgeprägt ist. Bisweilen fällt dabei die *Oblonga* selbst aus, bisweilen fehlt der Typus des anderen Elters (S. 265) und niemals sah ich die *Laeta* neben der *Velutina* (S. 266). Und ebenso verhält es sich in anderen Fällen (S. 267).

§ 4. Die numerischen Verhältnisse

Die Abweichungen, welche die in diesem Abschnitt vorgeführten Zahlen in analogen Fällen unter sich, und sonst von den auf Grund der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu erwartenden Verhältnissen zeigen, bedürfen an dieser Stelle einer kritischen Erörterung, weil sie manche Fingerzeige sowohl für das Studium der Assoziation mutabeler Eigenschaften als für dasjenige des Einflusses äußerer Faktoren enthalten. Es handelt sich dabei nahezu ausschließlich um die in der ersten Generation auftretenden Spaltungen. Denn die dabei entstandenen Bastardtypen spalten sich entweder in den folgenden Generationen nicht, oder sie folgen dabei denselben Regeln wie in der ersten, oder endlich sie verhalten sich wie heterogame Bastarde oder wie MENDELsche Hybriden. Die heterogamen Bastarde gehorchen dabei der Formel $(a + b) \times a$; die MENDELschen der Formel $(a + b) \times (a + b)$ und aus diesen lassen sich die zu erwartenden Zahlenverhältnisse ableiten.

Gilt nun für Spaltungen in der ersten Generation nur die Wahrscheinlichkeit einer gleich kräftigen Betätigung der beiden elterlichen Typen, so darf man offenbar erwarten, daß diese unter den Nachkommen in etwa gleicher Anzahl vertreten sein werden. Solches ist denn auch in weitaus den meisten Verbindungen, und namentlich in vielen einfachen Kreuzungen tatsächlich der Fall. Ich führe hier als Beispiel nur die beiden reziproken Kreuzungen von *O. Lamarckiana* und *O. rubrinervis* an. Die eine ergab in 21 Befruchtungen mit 6430 Kindern 59% *Subrobusta*, die andere aber in 22 Zählungen mit 3639 Exemplaren genau 50% von jedem der beiden Typen (S. 194). Ebenso verhält es sich, wenn *O. Lamarckiana* oder deren Derivate in *Laeta* und *Velutina* gespalten werden, auch hier ist die Anzahl der Individuen in beiden Gruppen in der Regel annähernd dieselbe (S. 125).

Um völlig zuverlässige Zahlen zu erhalten, ist es allerdings erforderlich, ziemlich große Gruppen von Pflanzen auszuzählen. Ich habe

die Prinzipien dieser Methode in meiner Mutations-Theorie (Bd. II S. 118—137) ausführlich erörtert und brauche somit hier darauf nicht zurückzukommen. Als Regel gilt, daß man keine kleineren Proben als 300 Exemplare nehmen soll und daß die dabei erreichte Genauigkeit innerhalb einer Latitüde von 3—5% ausreichend zuverlässig ist. Wenigstens bieten größere Proben keine entsprechend größere Sicherheit. Leider war aber die Befolgung dieser Vorschrift in der vorliegenden Untersuchung nur ausnahmsweise möglich. Von vielen Hybriden kann man höchstens 30 Exemplare pro Quadratmeter bis zu jener Größe heranziehen, in der sie zuerst ihre differentiellen Merkmale klar und in allen Individuen unzweifelhaft zeigen. Das würde somit 10 qm pro Versuch erfordern[1]), und in manchen Jahren habe ich 300—500 verschiedenartige Kreuzungen bezw. Selbstbefruchtungen von Bastarden ausgeführt. Glücklicherweise bedürfen manche Merkmale einer so ausgedehnten Kultur nicht und lassen sie sich bisweilen bereits in den Keimschüsseln, bisweilen an den in Holzkästen pikierten Keimlingen (vergl. Fig. 6 auf S. 26 Abschn. I) kurze Zeit vor dem Auspflanzen auf die Beete beurteilen. Eine Keimschüssel umfaßt oft hundert oder mehr Exemplare, ein Holzkasten meist aber je nach seiner Größe 60 bis 70 oder 80 Rosetten, und da ich für viele Versuche nur je einen Holzkasten pikiert habe, so findet man diese Ziffern, oder ihnen annähernde, in den Tabellen häufig vor. Dadurch wird aber die Latitüde auf 10% und mehr erhöht und Differenzen, welche innerhalb dieser Grenze von dem erwarteten Ergebnis fallen, haben also stets außer Betracht zu bleiben (a. a. O. S. 128). Nur wenn sie sich in analogen Kulturen wiederholen, können sie Wert erlangen, und dieses ist einer der Gründe, weshalb nur selten eine einzige Kreuzung als Beleg eines Satzes für genügend erachtet werden darf.

Aber auch wenn man diesen Einwänden im weitesten Sinne Rechnung trägt, bleiben noch zahlreiche Abweichungen von den berechneten Zahlen übrig, welche zu einer kritischen Betrachtung auffordern. Sie können in zwei Gruppen besprochen werden, je nachdem sie auf unbekannte innere Ursachen hinweisen, oder vermutlich durch äußere Faktoren wie klimatische und Kultur-Einflüsse bedingt werden. Ich fange mit der ersten Gruppe an.

Die unbekannten inneren Faktoren fassen wir vorläufig als gegenseitige Beeinflussungen verschiedener Erbschaften oder als Assoziationen auf. Die Erscheinungen, welche ihnen zugeschrieben werden können, sind ziemlich zahlreiche. Doch gibt es vorwiegend drei Untergruppen, welche hier zu erwähnen sind. Ich meine die Herabsetzung der erwarteten Zahl auf die Hälfte, sowie die Differenzen zwischen analogen und jene zwischen reziproken Kreuzungen.

In Fällen, in denen man von vornherein, oder nach der Analogie anderer Kreuzungen, keine numerische Bevorzugung eines Typus über den anderen erwarten sollte, kommt es bisweilen vor, daß von der einen Form, statt 50 nur etwa 25% Pflanzen auftreten, und daß diese Zahl sich um so genauer und um so sicherer aushebt, je zahlreichere Keimpflanzen man studiert. Die Kreuzungen *O. Lamarckiana* × *O. rubrinervis* und *O. Lamarckiana* × *O. nanella* sind anscheinend durchaus parallel, und die erstere folgt, wie wir soeben noch gesehen haben, der Regel in ausreichender Weise. Nicht aber die letztere. Hier fluktuieren die Ergebnisse um etwa 20—25% herum und steigen

[1]) Mein Versuchsgarten umfaßt nahezu 80 Beete von je etwa 4 qm Oberfläche.

nur selten bis in die Nähe von 50 % heran (S. 207). Es handelt sich um etwa 100 Einzelkreuzungen, zusammen mit weit über 10000 ausgezählten Keimlingen, und Fehlerquellen fallen somit völlig außer Betracht. Dasselbe Ergebnis gaben die Kreuzungen von *O. lata* mit *O. Lamarckiana*, und die niedrigen Erbzahlen, welche die Kreuzungen von *O. Hookeri* fast stets für ihre *Laeta* aufweisen, deuten wahrscheinlich auf ähnliche Verhältnisse hin. In solchen Fällen geben nahe verwandte Kreuzungen (z. B. *O. nanella* × *Lamarckiana*, *O. lata* × *gigas*, *O. nanella* × *Hookeri*, S. 228) oft die beiden Bastardformen in ziemlich genau gleichen Verhältnissen, und dieses deutet auf ganz spezielle, die Abweichungen bewirkende Ursachen hin.

Reziproke Kreuzungen isogamer Arten geben dieselben Bastardtypen und sollten dieses wohl auch in gleichen Verhältnissen tun. Vergleicht man aber die für solche Fälle in diesem Abschnitt angeführten Zahlen, so findet man mehrfach Abweichungen, welche sich bei der Wiederholung der Kreuzung, sei es mit denselben Eltern, sei es bei einem analogen Elternpaar, nicht wiederholt haben. Als Beispiel führe ich nur den folgenden Fall an: *O. Hookeri* × *nanella* gab 7—15 % *Laeta*, während die reziproke Kreuzung deren 46 % aufwies (S. 227 und 228).

Analoge Kreuzungen, oder solche, in denen das eine Mal *Lamarckiana*, das andere Mal einer ihrer Abkömmlinge mit derselben fremden Art, bezw. mit derselben Mutante gekreuzt wurde, würden abgesehen von den Fällen latenter Mutationen usw. ungefähr dieselben Verhältniszahlen erwarten lassen. Solches trifft denn auch in der Regel zu, doch gibt es Ausnahmen. Unter diesen kommt es merkwürdigerweise vielfach vor, daß die abgeleiteten Fälle sich dem mittleren Verhältnisse von 50 % besser nähern als die einfacheren. Ich wähle das folgende Beispiel:

Prozentischer Gehalt an *Laeta* in der ersten Generation[1])

O. Lam. × *Cock.*	11	*O. scint.* × *Cock.*	49	*O. rubri.* × *Cock.*	49
„ × *Chic.*	19	„ × *Chic.*	32	*O. nan.* × *Chic.*	41
„ × *Hook.*	23	„ × *Hook.*	28	„ × *Hook.*	44
Im Mittel	18 %		36 %		45 %

Die auffallenden und unerwarteten Abweichungen, welche der prozentische Gehalt hier bei den *Lamarckiana*-Kreuzungen (und auch sonst gar oft) zeigt, fallen hier weg, wenn man die *Lamarckiana* durch eine ihrer Mutanten ersetzt.

Schließlich kommen wir zu unserer letzten Gruppe, in welcher die Abweichungen vermutlich von äußeren Ursachen bedingt werden. Diese Fälle sind die schwierigsten, wenn es gilt, sie über allen Zweifel zu erheben, dagegen sind sie in methodologischer Hinsicht, wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden, augenblicklich die wichtigsten. Schon in meiner Mutations-Theorie habe ich gezeigt, daß die Erbzahlen gewisser Kreuzungen sich oft regelmäßig verändern, wenn man die Samen der aufeinanderfolgenden Früchte einer Traube miteinander oder die Ernte der Seitenzweige mit denen der Hauptachse vergleicht (a. a. O. S. 414, 416 usw.). Die klimatologischen Ursachen findet man, wenn man dieselbe Befruchtung in verschiedenen Jahren wiederholt. So befruchtete ich *Laeta*-Pflanzen in der ersten Generation aus *O. nanella* × *Hookeri* zweimal mit ihrem eigenen Pollen (1907 und 1909) und erhielt das eine Mal 16 %, das andere Mal 38 % *Laeta* (S. 228). *Oenothera biennis*, 1907 und 1909 befruchtet mit dem Staub von *O. Lamarckiana* × *biennis* gab mir das erste Mal 90 % *Velutina*, und das zweite Mal unter besseren Bedingungen nur 65 %. Neben dieser letzteren befruchtete ich 1909 eine sehr starke Pflanze von *O. biennis cruciata* mit demselben Pollen und erhielt 50 % *Velutina*. Je kräftiger die Pflanze und je besser die Kultur, um so mehr nähert sich in diesem Falle die Erbzahl dem üblichen Mittelwerte von 50 %. Dasselbe schien mir in zahlreichen anderen Versuchen der Fall zu sein, wenngleich oft die Ziffern nicht weit genug außerhalb der jedesmaligen Fehlergrenze lagen, um einzeln als Beweise angeführt werden zu können.

---

[1]) Siehe für *O. Lam.* S. 118—125, für *O. scint.* S. 261—262, für die übrigen S. 118, 124.

§ 5. Anwendung der Hypothese der labilen Pangene

Es handelt sich jetzt darum, uns eine Vorstellung über die inneren Vorgänge zu machen, welche die so verschiedenartigen Ergebnisse unserer Kreuzungen bedingen[1]). Wir versuchen dieses auf Grund unserer Hypothese der intrazellularen Pangenesis, indem wir stoffliche Träger der einzelnen Erbschaften oder Pangene annehmen. Dabei scheint es wichtig, die Vorstellung nicht weiter auszuarbeiten, als unmittelbar für die Erklärung der Beobachtungen erforderlich ist, und namentlich unsere Definitionen so zu wählen, daß sie sich den Tatsachen als rein empirische anschließen, wenn sie auch andererseits als Ausgangspunkte für weitere Betrachtungen müssen dienen können.

In erster Linie lehren die Tatsachen, daß der Gegensatz vom Vorhandensein oder Fehlen einer Eigenschaft für eine tiefere Einsicht nicht ausreicht. Ich habe diesen prinzipiellen Satz im zweiten Bande meiner Mutations-Theorie ausführlich klargelegt und gezeigt, daß sogar für die Erklärung des von mir damals am ausführlichsten studierten speziellen Falles, jenes der Mendelschen Bastarde, diese Auffassung nicht genügt. In unserer Gruppe der *Oenothera* liegen die Verhältnisse jetzt aber so klar, daß ich hier für die allgemeinere Erörterung einfach auf die angeführte Quelle verweisen kann.

Es muß wenigstens zwei Ursachen der Anwesenheit und gleichfalls zwei des Fehlens einer sichtbaren Eigenschaft geben. Für die erstere Behauptung führe ich die beiden folgenden Beispiele an:

O. Lamarckiana × *nanella*: Zwerge in der 1. Generation.
O. rubrinervis × *nanella*: „ „ „ 2. „ .

An diese beiden Beispiele schließen sich weitaus die meisten der in diesem Abschnitt behandelten Spaltungen an; sie dürfen somit als Vertreter zweier Haupttypen betrachtet werden. Sie lehren aber, daß die Staturеigenschaft in den hohen Pflanzen der einen Gruppe sich in einem anderen Zustande befinden muß, als in jenen der zweiten Gruppe. Nennen wir diesen Zustand die Lage des betreffenden Pangens, so muß es zwei Lagen geben, in denen die Pangene der Statur die hohe Gestalt bedingen können. Zu bemerken ist dabei, daß die *Lamarckiana* und die *Rubrinervis* äußerlich in dieser Beziehung nicht verschieden ausgebildet sind (vergl. oben S. 217). Sie sind stets von derselben Höhe, wenn man nur jedesmal Exemplare von gleicher Kultur berücksichtigt.

Auch das Fehlen einer Eigenschaft kann nicht in allen Fällen durch denselben inneren Faktor bedingt sein. Denn das eine Mal ruft es Spaltungen hervor, das andere Mal aber einförmige intermediäre Bastarde. Die Merkmale der *O. gigas* fehlen in der *Lamarckiana* und deren übrigen Derivaten, wie zumal unter Berücksichtigung der doppelten

[1]) „Die Pangene als Träger der erblichen Eigenschaften". Die Mutations-Theorie. Bd. II, S. 691—697.

Chromosomenzahl der *Gigas* einleuchtet. Sie geben aber stets intermediäre Bastarde und keine Spaltungen, wie es z. B. die *O. nanella* tut.

Es müssen somit für die Erklärung der Kreuzungsergebnisse wenigstens vier verschiedene Zustände der Pangene vorausgesetzt werden. Ich nehme als solche an:

A. Bei äußerlich sichtbarem Vorhandensein der fraglichen Eigenschaft:
   a) Den aktiven Zustand.
   b) Den labilen Zustand.

B. Bei anscheinendem Fehlen der betreffenden Eigenschaft.:
   c) Den inaktiven Zustand.
   d) Das Fehlen des Pangens.

Von diesen vier Möglichkeiten betrachte ich den aktiven Zustand als den normalen und am weitesten verbreiteten. Er bedingt fast überall die sichtbaren Eigenschaften. Der labile Zustand tut dieses zwar in wenigstens nahezu gleichem Maße, ist aber viel weniger weit verbreitet. Im nächsten Abschnitt werde ich zu zeigen suchen, daß er zu dem Vorgange des Mutierens in kausaler Beziehung steht, und wir dürfen dann im allgemeinen annehmen, daß sein Vorkommen auf mutabele Arten beschränkt ist.

Auf den Unterschied zwischen dem Fehlen des stofflichen Trägers eines Merkmales und dessen untätigem Vorhandensein habe ich bereits in meiner Intrazellularen Pangenesis ausführlich hingewiesen. Der ganze Entwickelungsvorgang der organischen Welt fordert die Annahme, daß im Lauf der geologischen Zeiten fortwährend, wenn auch mit größeren und kleineren Intervallen, neue Eigenschaften zu den früheren hinzugekommen sind, daß die Anzahl der verschiedenen stofflichen Träger somit allmählich zugenommen hat. Die neuen Eigenschaften fehlen den Vorfahren, und dieses gilt sowohl für das vergleichend-systematische Studium der Organismenwelt, wie für die experimentelle Behandlung im Versuchsgarten *(O. gigas)*.

Andererseits beweisen die zahlreichen Verlustvarietäten (Mut.-Th. II, S. 369, 374 usw.) das Vorkommen von latenten Eigenschaften, eine Vorstellung, welche durch Darwins musterhafte Behandlung zu einer der besten Grundlagen der vergleichenden Morphologie geworden ist. Ist die Eigenschaft aber latent, so sind ihre stofflichen Träger als untätig oder inaktiv zu bezeichnen. Die Kreuzungen von Verlustvarietäten geben aber ganz allgemein andere Ergebnisse als diejenigen echter Artmerkmale; die ersteren sind wenigstens die Hauptquelle der Mendelschen Spaltungen, während die letzteren zumeist intermediäre Bastarde geben (Abschnitt II).

Zur Erklärung der in der Gruppe der *Oenothera* beobachteten Kreuzungsergebnisse nehme ich nun das folgende an:

A. Spaltungen treten ein:
  a) Bereits in der ersten Generation: beim Zusammentreffen inaktiver und labiler antagonistischer Pangene.
  b) Erst in der zweiten Generation: beim Zusammentreffen inaktiver und aktiver antagonistischer Pangene.

B. Keine Spaltungen treten ein:
  c) Beim Zusammentreffen von Pangenen, welche sich in dem gleichnamigen Zustand befinden (normale Befruchtung).
  d) Wenn aktive Pangene keinen Antagonisten finden, der betreffende Träger somit in einem der beiden Eltern fehlt: Intermediäre Bastarde, meist mit herabgesetzter Fertilität.
  e) Wenn aktive Pangene mit Antagonisten im labilen Zustande zusammentreffen, beide Eltern somit äußerlich gleich aber innerlich verschieden sind.

Offenbar gibt es noch weitere Möglichkeiten; da ich aber die betreffenden Kombinationen nicht experimentell studiert habe, lohnt es sich nicht, sie hier unterschiedentlich anfzuführen.

Bevor ich auf die spezielle Betrachtung der namhaft gemachten Fälle eingehe, möchte ich hier die Existenz von Rassen mit labilen Pangenen hervorheben. Denn obgleich der labile Zustand der Pangene eine der wesentlichsten Ursachen von Bastardspaltungen ist, so muß doch die Verbindung labil × labil nicht als eine Kreuzung, sondern als eine reine Befruchtung betrachtet werden. (Vergl. oben Abschn. IV Einleitung). Die daraus entstehenden Kinder werden sämtlich den Eltern in dieser Beziehung gleich sein. Sie werden keine Spaltungen aufweisen, sondern einfach die betreffenden Pangene wiederum im labilen Zustande enthalten. Die *O. Lamarckiana* und die meisten ihrer Abkömmlinge geben dazu Beispiele.

Diese Auseinandersetzung nimmt an Bedeutung zu, wenn man die labilen Pangene mit dem Zustande der Erbschaftseinheiten in den Mendelschen Bastarden vergleicht. Denn die Spaltungen, welche diese aufweisen, stimmen in manchen Fällen sehr nahe mit denjenigen der Pflanzen mit labilen Pangenen überein. So z. B., wenn man sie mit der betreffenden Verlust-Varietät kreuzt. Labil × inaktiv bedingt eine Spaltung in der ersten Generation und zwar, wenn keine besonderen Faktoren es anders erheischen, nach gleichen Verhältnissen (§ 4). Der spaltungsfähige Mendelsche Bastard gibt bei einer Kreuzung mit der entsprechenden Verlust-Varietät zu derselben Erwartung Veranlassung. Man würde somit leicht die Pflanzen mit labilen Pangenen mit solchen Bastarden verwechseln können, aber der Erfolg der Selbstbefruchtung zeigt ihre Verschiedenheit klar. Denn während die Mendelschen Bastarde sich nach der Formel $(a + b)^2 = a^2 + 2ab + b^2$ in drei Typen spalten, bedingen die labilen Pangene bei der Selbstbefruchtung keine Spaltung[1]).

[1]) Diese Auseinandersetzung bezieht sich selbstverständlich nur auf den gewöhnlichen Fall isogamer Arten.

Jetzt komme ich zu der Besprechung der einzelnen vorgeführten Fälle:

A. a. Verbindung von inaktiven mit labilen antagonistischen Pangenen. Die hierher gehörigen Beobachtungen von Spaltungen in der ersten Generation bilden offenbar zwei gut unterschiedene Gruppen:

1. *Oen. Lamarckiana* und ihre Abkömmlinge unter sich.
2. Dieselben bei der Kreuzung mit älteren Arten.

In dem ersteren Falle besteht die erste Generation aus zwei Typen, welche den beiden Eltern äußerlich gleich sind, während in dem zweiten solche Bastarde entstehen, welche zwischen den Eltern intermediär sind, aber in bezug auf das spaltungsfähige Merkmal zu zwei Gruppen gehören. In der einen ist dieses Merkmal äußerlich sichtbar, in der anderen ist es aber unsichtbar oder latent. Zu der ersteren Abteilung gehören *O. rubrinervis*, *O. nanella*, *O. lata*, *O. oblonga* und der weibliche Sexualtypus von *O. scintillans* in ihren Kreuzungen mit *O. Lamarckiana* und in den meisten ihrer gegenseitigen Verbindungen. Zu der zweiten aber die Spaltungen der als *Laeta* und *Densa* bezeichneten Merkmale, welche durch ältere Arten in der *O. Lamarckiana* hervorgerufen werden.

Sehr wichtig ist, daß unter den zahlreichen Kreuzungen zwischen den älteren Arten der Gattung *Oenothera*, welche ich im II. Abschnitt beschrieben habe, Spaltungen in der ersten Generation niemals vorgekommen sind. Solche treten erst ein, wenn man diese Arten mit der *Lamarckiana* und deren Mutanten oder diese unter sich verbindet. Es deutet dieses jedenfalls auf eine große Seltenheit labiler Pangene in den älteren Arten und auf eine bedeutende Anhäufung solcher Erbschaften in der Mutationsgruppe hin.

A. b. Verbindung von inaktiven mit aktiven Pangenen als Ursache von Spaltungen, welche erst in der zweiten Generation auftreten. In meiner Mutations-Theorie (Bd. II, S. 146) habe ich eine Zusammenstellung der mir damals bekannten Fälle gegeben, in denen die Verbindung einer aktiven Eigenschaft mit der ihr antagonistischen latenten oder inaktiven bei einer Kreuzung zu Spaltungen Veranlassung gibt, welche den Mendelschen Regeln folgen. Unter den *Oenotheren* gehörte zu dieser Gruppe nur die *O. brevistylis*. Sie ist aus der *Lamarckiana* durch teilweisen Verlust des unterständigen Fruchtknotens entstanden und folgt in allen ihren Kreuzungen, sowohl mit älteren als mit jüngeren Arten, dem genannten Gesetze (vgl. diesen Abschnitt, Kap. II).

In dihybriden Verbindungen, d. h. in solchen, in denen zwei voneinander unabhängige Merkmale gleichzeitig gespalten werden, bieten außerdem *O. rubrinervis* und *O. nanella* dieselbe Erscheinung. Es handelt sich dann zumeist um Kreuzungen, in denen gleichzeitig die *Laeta*-Eigenschaft gespalten wird, und wir haben gesehen, daß die anderen Spaltungen dann in der Regel für *O. rubrinervis* auf die *Laeta*-Bastarde

und für die Zwerg-Eigenschaft auf die *Velutina*-Individuen beschränkt sind. Hier folgen sie dann entweder den MENDELschen Regeln oder dem für die heterogamen Bastarde geltenden Schema (vgl. S. 226). Ersteres, falls die ältere Art eine isogame (z. B. *O. Hookeri*), das zweite aber, falls sie eine heterogame ist (*O. muricata, O. biennis* usw.). Bei den isogamen gehen die Spaltungen nach der Formel $(a + b)(a + b) = a^2 + 2ab + b^2$ vor sich und es entstehen zwei konstante und ein sich spaltender Typus. Bei den heterogamen wird die Bastardbildung auf einen der beiden Sexen beschränkt und es gilt somit die Formel $(a + b)a = a^2 + ab$; es entstehen dann zur Hälfte Rotnerven bezw. Zwerge, welche konstant sind und zur anderen Hälfte faserfeste bezw. hohe Exemplare, deren Nachkommenschaft sich nach Selbstbefruchtung in derselben Weise weiter spaltet (vgl. den Stammbaum für *O. muricata* × *nanella* S. 219).

In dieser Gruppe sind die Untersuchungen am vollständigsten durchgeführt worden und ist auch die Beweisführung die einfachste. Betrachten wir z. B. den folgenden Fall:

a) *O. Lamarckiana* × *nanella* spaltet in der ersten Generation.

b) *O. muricata* × *nanella;* Zwerge entstehen erst in der zweiten Generation.

In der Verbindung a kommen nur labile und inaktive Pangene in Betracht; aktive sind nach unseren Prinzipien und Definitionen ausgeschlossen. In der Kreuzung b sind aber die labilen ausgeschlossen und kann es sich nur um aktive und inaktive handeln. In beiden Verbindungen gibt es somit inaktive und diese befinden sich offenbar in der in beide eintretenden *O. nanella.* Daraus folgt dann weiter, daß die Statur-Pangene in *O. Lamarckiana* labil und in *O. rubrinervis* aktiv sind. Diese Folgerung haben wir in den Kapiteln III und IV dieses Abschnittes jedesmal unseren Berechnungen zugrunde gelegt, und die Vergleichung mit den erhaltenen Resultaten hat überall ihre Berechtigung bewiesen.

Für diese Beweisführung ist offenbar der Besitz von Arten bezw. Hybriden von drei verschiedenen Typen in bezug auf das fragliche Merkmal erforderlich. Überall, wo die erste Generation sich spaltet, wo man aber nur zwei Typen besitzt, bedarf es einer viel umständlicheren Argumentation, um zu zeigen, in welchen Exemplaren die betreffenden Pangene labil und in welchen sie inaktiv sind.

B. d.[1]) Verbindung von Pflanzen, in denen das fragliche Pangen einerseits vorkommt, andererseits aber fehlt. Diese Vorstellung ist zur Erklärung der intermediären Bastarde unerläßlich, seitdem die Möglichkeiten, welche die Annahme von inaktiven Pangenen, d. h. von latenten Eigenschaften, bietet, für die Erklärung der Spaltungen völlig in Anspruch genommen worden sind. Intermediäre Bastarde gibt es im Pflanzenreich zahlreich und auch unter den Oenotheren sind sie weit verbreitet. Unter den älteren Arten bilden sie die Mehrzahl, denn

[1]) Vergl. S. 282.

hier fanden wir nur Spaltungen bei den Bastarden zwischen *Oen. Hookeri* und den breitblätterigen Sexualtypen von *O. biennis*, *O. biennis Chicago* und *O. cruciata*. Unter den Abkömmlingen der *O. Lamarckiana* bietet nur die *O. gigas* diese Erscheinung, dafür aber in allen ihren Verbindungen[1]).

Zwei Fälle sind hier zu unterscheiden, je nachdem wir Bastarde von isogamen oder von heterogamen Arten betrachten. Im ersteren Fall sind die reziproken Bastarde einander gleich, im letzteren aber nicht. *Oenothera Lamarckiana* × *gigas* und *O. gigas* × *Lamarckiana* sind weder äußerlich, noch sonst voneinander zu unterscheiden; *Oenothera biennis* × *biennis Chicago* ist aber von ihrem reziproken Bastard fast in allen Punkten verschieden (II, II § 2 und § 4 S. 63 u. 72). Solche Bastarde sind nur intermediär zwischen den betreffenden Sexualtypen ihrer Eltern, oder, genauer gesagt, nicht die gekreuzten Arten, sondern deren für die Verbindung gewählten Sexualtypen stellen die Eltern dar, zwischen denen sie intermediär sind.

B.e. Dieser Fall ist verhältnismäßig selten und kommt am häufigsten in unseren subternären Kreuzungen von Bastarden vor. Als einfachstes Beispiel kann die Verbindung *O. Lamarckiana* × *rubrinervis* in bezug auf die Statur-Pangene gelten. Diese sind in der erstgenannten Art labil, aber in der zweiten aktiv. Äußerlich verrät sich dieser Unterschied nicht, und auch in den Bastarden bleibt die hohe Statur ausnahmslos erhalten.

Di-polyhybride Kreuzungen. In manchen Verbindungen weichen die Eltern in zwei oder mehreren Punkten voneinander ab, und gar häufig gehören diese Unterschiede dann verschiedenen der oben aufgestellten Gruppen an. Es liegen dann wiederum zwei Möglichkeiten vor. Entweder sind die Differenzpunkte voneinander unabhängig oder sie beeinflussen sich gegenseitig. Letzteres kommt namentlich bei vielen Bastarden von *O. oblonga* vor (vergl. Kap. VII), ersteres in den meisten anderen Fällen. Ich nenne als Beispiele die Zwerge aus *O. rubrinervis* × *nanella*, welche gleichzeitig die Merkmale der Rotnerven führen, die-

[1]) In meinem Vortrage über Befruchtung und Bastardierung (Leipzig, Veit & Comp. 1903, 15. Juni S. 54—60) habe ich eine Vorstellung entwickelt über den ursächlichen Zusammenhang zwischen einer ungleichen Anzahl von Pangenen in den beiden Eltern einer Kreuzung und der Verminderung der Fertilität. Diese Vorstellung läßt sich auf die Ergebnisse meiner Versuche mit *O. gigas* wohl in allen Einzelheiten anwenden und umgekehrt können diese als ein empirisches Beispiel zu jener Hypothese benutzt werden. Denkt man sich die stofflichen Träger der Erbschaften in den Chromosomen während deren Kopulation reihenweise angeordnet, so findet jedes einzelne Pangen seinen Antagonisten, solange nur dieselben Pangene und diese in derselben Anordnung in beiden Eltern vorkommen. Hat aber der eine Elter eine Erbschaft mehr als der andere, so passen die Chromosomen nur bis an diese Stelle aufeinander, weiterhin sind die Paare verschoben und es muß deren Zusammenwirken, bezw. deren Austausch dadurch offenbar erschwert werden. Es entsteht sozusagen eine Fehlstelle, welche ein Mißlingen des Kopulations-Prozesses herbeizuführen droht, welche m. a. W. in einem größeren oder kleineren Teil der Einzelfälle die Kreuzung bezw. die daraus entstehenden Bastarde steril zu machen imstande ist.

jenigen aus *O. muricata* × *nanella*, welche nebenbei *Velutina* sind, und die Bastarde von *O. nanella* × *biennis*, welche die Gestalt der Mutter mit den Artmerkmalen des Vaters verbinden. Ähnliche Fälle gibt es auch sonst viele, namentlich kommt es häufig vor, daß Bastarde in einer Gruppe von Merkmalen intermediär zwischen den Eltern sind, in einem anderen Punkte aber einem der beiden Eltern gleichen.

§ 6. Tabellarische Übersicht

Der Zweck des ganzen vorliegenden vierten Abschnittes war, eine Einsicht in die Zustandsverhältnisse derjenigen Pangene zu erlangen, welche bei den Mutationen der *Oenothera Lamarckiana* eine Rolle spielen. Ich habe versucht, diesen Zweck durchaus unabhängig von dem Mutationsvorgange selbst und zwar auf Grund sehr zahlreicher Kreuzungen zu erreichen. In Verbindung damit habe ich bestimmte Fälle unterschieden und einige Definitionen aufgestellt, welche einerseits die rein empirischen Tatsachen in kurzer und übersichtlicher Darstellung zu behandeln gestatten, und andererseits als Grundlage für die Erörterungen des nächsten Abschnittes dienen können.

Jetzt handelt es sich darum, die Lage der fraglichen Pangene in der *O. Lamarckiana* mit der neuen Lage zu vergleichen, in denen sie sich in ihren Abkömmlingen, also nach stattgefundener Mutation vorfinden. Offenbar werden wir daraus folgern dürfen, welche Veränderungen sie beim Mutieren selbst erleiden. Vorausgreifend will ich dazu bemerken, daß die Träger der meisten mutabelen Eigenschaften bei einer gegebenen Mutation unverändert auf die neue Art übergehen, daß aber die Veränderung nicht notwendigerweise auf das differentielle Merkmal beschränkt ist. Es können gleichzeitig auch andere Merkmale mutieren (Latente Mutationen, s. oben § 2 S. 272). Die Träger der mutabelen Eigenschaften befinden sich in der *Lamarckiana* aber in den verschiedensten Zuständen, und je nach dieser Anfangslage muß der Mutationsvorgang selbst verschieden sein.

Bevor ich aber diese Ergebnisse in ihren Einzelheiten ausarbeiten kann, will ich die Tatsachen kurz wiederholen, auf welche ich mich dabei stütze. Kreuzungen habe ich gemacht zwischen *O. Lamarckiana*, acht neuen und ebensovielen älteren Arten, welche ich in den verschiedensten Verbindungen zu je zwei studiert habe, und von denen ich dann, behufs größerer Sicherheit, eine ganze Reihe von subternären Bastardgruppen hergestellt habe. Es ist dabei wohl selbstverständlich, daß ich die möglichen Fälle nicht erschöpft habe, hauptsächlich weil sehr zahlreiche doch nur Bestätigungen bereits feststehender Schlüsse gegeben haben würden. Unter diesen Umständen scheint es mir aber wichtig zu zeigen, wie weit der angehäufte Tatbestand reicht.

Am ausführlichsten habe ich die *O. Lamarckiana* in bezug auf die *Laeta*-Erbschaft, d. h. auf die Breite und auf die flache Ausdehnung der Blätter mit ihren sonstigen korrelativen Merkmalen studiert. Ich stelle

deshalb zunächst die Fälle zusammen, in denen diese Eigenschaft gespalten wird, und somit die beiden Zwillinge *O. hybrida laeta* und *O. hybrida velutina* auftreten. Die folgende Tabelle gibt die prozentischen Zahlen für den ersteren, wie wir sie im dritten Abschnitt gefunden haben. Für die Arten, welche in den beiden reziproken Verbindungen das fragliche Merkmal spalten, sind die betreffenden Zahlen einzeln aufgeführt. In den einzelnen Spalten findet man die Ergebnisse der Kreuzungen der *Lamarckiana* und ihrer einzelnen Abkömmlinge, jedesmal in Verbindung mit der in der betrachteten Zeile links genannten älteren Art.

Für die leeren Stellen der Tafel fehlen die Versuche.

Prozentischer Gehalt an *Laeta*,
in der ersten Generation nach einer Kreuzung.

	Lam.	*brevi.*	*rubri.*	*nan.*	*lata*	*scint.* weibl.	*scint.* männl.
A. Isogame Arten.							
O. Cockerelli ♀	60 bis 65	42	—	58 bis 65	—	—	—
„ ♂	7 bis 15	—	49	35 bis 42	27 bis 42	49	—
O. Hookeri ♀	22 bis 25	22	—	7 bis 15	—	—	25
„ ♂	11 bis 41	—	—	41 bis 46	33 bis 53	28	—
B. Heterogame Arten.							
O. biennis ♀	27 bis 66	36 bis 48	42 bis 49	29 bis 34	—	—	—
O. muricata ♀	38 bis 66	59	—	48 bis 58	—	—	52 bis 64
O. bien. Chicago ♂	3 bis 29	—	—	41	11 bis 36	32	—

Außerdem fand ich für *O. strigosa* × *Lamarckiana* 20 %, für *O. Lamarckiana* × *strigosa* 6—13 %, für *O. Millersi* × *Lamarckiana* 31 % und für *O. blanda* × *Cockerelli* 60 %, und gab *O. oblonga* in den entsprechenden Verbindungen stets nur *Velutina* und keine *Laeta* (S. 266—268).

Diese Tabelle gibt zu den folgenden Bemerkungen Veranlassung. Erstens tritt die *Laeta*-Spaltung, welche in etwa 30 Fällen beobachtet

wurde, stets nur in der ersten Generation auf[1]), und niemals erst in der zweiten.

Nach unserer Definition ist daraus abzuleiten, daß das *Laeta*-Pangen in den untersuchten Arten teils im labilen, teils im inaktiven Zustand vorkommt, niemals aber im aktiven. Und stets muß *O. Lamarckiana* oder einer ihrer Abkömmlinge mit einer älteren Art zusammentreffen, um die Spaltung hervorzurufen. Denn weder spalten die älteren Arten bei gegenseitiger Kreuzung, noch auch die jüngeren, wenn sie zusammen verbunden werden. Die betreffenden Pangene befinden sich somit in allen diesen älteren Arten im inaktiven Zustande, in der *Lamarckiana* und allen angeführten jüngeren Formen aber im labilen.

Keine *Laeta*-Spaltung geben: 1. der männliche Sexualtypus von *O. biennis*, welcher in den entsprechenden Fällen intermediäre konstante Bastarde erzeugt, 2. die weiblichen Sexualtypen von *O. biennis Chicago* und *O. cruciata*, welche die *Densa*-Spaltungen hervorrufen und 3. die männlichen Sexualtypen von *O. muricata*, *O. cruciata* und *O. Millersi*, welche die Entstehung von *Gracilis* bedingen. Da in diesen drei Gruppen, soweit sie untersucht wurden, niemals *Laeta*-Spaltungen in der zweiten Generation auftraten, ist das betreffende Pangen hier wahrscheinlich abwesend, wenn es nicht etwa durch unbekannte Assoziationen in seiner Wirkung gehindert sein sollte.

Auch *O. gigas* gibt in keiner Verbindung die fraglichen Spaltungen. Dieses kann einstweilen auf Rechnung von Assoziationen geschoben werden; diese müssen dann aber in der *Gigas* selbst angenommen werden. Ähnlich verhält sich *O. oblonga*.

Oen. hybrida densa und *Oen. hybrida laxa* sind Zwillinge, welche nur bei der Verbindung von *O. Lamarckiana* oder deren Derivaten mit den weiblichen Sexualtypen von *O. biennis Chicago* und *O. cruciata* auftreten. Sie unterscheiden sich wesentlich in der Dichte der Traube (vergl. Abschn, III, Kap. III, S. 144), während die beiden spaltenden Sexualtypen sich durch bedeutende Breitblättrigkeit auszeichnen. Ich habe bis jetzt für die folgenden Verbindungen den Prozentsatz an diesen Zwillingen ermittelt; sie treten dabei stets in der ersten, und niemals erst in der zweiten Generation auf, sind also in dieser Hinsicht den zuerst behandelten Zwillingen analog.

Prozentischer Gehalt an *Oen. densa*, in der ersten Generation nach Kreuzungen

		Densa
O. biennis Chicago	× *Lamarckiana* . . .	25 %
„ „	× *rubrinervis*	16—48 „
„ „	× *nanella*	2 „
„ „	× *scintillans*	47 „

[1]) Die *Laeta* selbst ist dann konstant, mit alleiniger Ausnahme der *Hookeri-laeta*, welche *Velutina* abspalten kann.

		Densa
O. cruciata × *Lamarckiana*	. . . .	32 %
„ × *brevistylis*	. . . .	27 „
„ × *nanella*	. . . .	30 „
	Im Mittel:	28 %

Jetzt komme ich zu den eigentlichen Mutationsmerkmalen. Von diesen habe ich diejenigen der *Rubrinervis* und der *Nanella* am ausführlichsten studiert. Ich werde die erhaltenen Spaltungszahlen hier zusammenstellen. Für die übrigen neueren Arten findet man solche Zusammenstellungen bereits an den betreffenden Stellen. *O. brevistylis* spaltet ihr Merkmal stets nur erst in der zweiten Generation (Tabellen S. 188—190), *O. lata* und *O. scintillans* ♀ aber stets in der ersten (Tabellen S. 245 und 262). Der Blütenstaub der letztgenannten Art verhält sich bei Kreuzungen wie derjenige der *O. Lamarckiana* (S. 258). Die *O. oblonga* (S. 265) stellt auch hier einen abweichenden Typus dar.

O. rubrinervis unterscheidet sich von der *O. Lamarckiana* und deren übrigen Abkömmlingen durch den Verlust der Festigkeit ihrer Fasern. Ich habe bereits oben ausführlich dargetan, daß die betreffenden Pangene in ihr inaktiv, in der *Lamarckiana* labil und in den älteren Arten, mit denen die Spaltungen stets erst in der zweiten Generation auftreten, aktiv sind. Ich brauche somit hier nur die Zahlen zusammenzustellen, auf die sich diese Folgerung stützt.

Prozentischer Gehalt an *Oen. subrobusta*, nach Kreuzungen von *O. rubrinervis* mit *Oen. Lamarckiana* und deren Mutanten.

Erste Generation

A.	*A.* × *Rubrinervis.*	*Rubrinervis* × *A.*
O. Lamarckiana . . .	59 %	50 %
O. laevifolia	80 „	56—60 „
O. nanella	27 „	40 „
O. lata	8—32 „	— „
O. scintillans	9 „	36 „
O. brevistylis	— „	44—50 „

In allen diesen Fällen spaltet die *O. subrobusta* in der zweiten Generation *Rubrinervis* ab, wenigstens soweit sie darauf untersucht wurde.

Eine Ausnahme von dieser Regel bildet nur *O. oblonga*, deren Bastarde mit *O. rubrinervis* einförmig *Rubrinervis* sind (vergl. S. 267). Dieses stimmt mit den zahlreichen anderen Fällen des Fehlens eines der beiden erwarteten Bastardtypen nach Kreuzungen von *O. oblonga* überein, und wir bringen dieses einstweilen auf Rechnung unbekannter Assoziationen.

Prozentischer Gehalt an *O. rubrinervis* nach Kreuzungen dieser Art mit älteren Arten

		Zweite Generation		
	1. Gen.	aus *Laeta*	aus *Laxa*	aus *Densa*
O. biennis Chicago ♀ . .	0	—	25[1]	34
" " " ♂ . .	0	38	—	—
O. Cockerelli ♀	0	29	—	—
" " ♂	0	6	—	—

Auch hier findet somit eine Abspaltung von *O. rubrinervis* erst in der zweiten Generation statt, aber meist nur aus einem der beiden Zwillinge.

Außerdem habe ich noch die Eizellen von *O. biennis* und *O. muricata* mit *O. rubrinervis* befruchtet. Es treten dann bekanntlich die beiden Zwillinge *Laeta* und *Velutina* auf, aber eine Abspaltung von *Rubrinervis*-Pflanzen habe ich bis jetzt nicht gefunden.

Schließlich bemerke ich, daß *Rubrinervis*-Exemplare ausschließlich nach Kreuzungen abgespalten werden, in denen diese Art selbst mit einer anderen verbunden wurde.

Ebenso werden auch Bastardzwerge nur hervorgebracht, wenn die eine der beiden elterlichen bezw. großelterlichen Arten die *O. nanella* selbst ist. Mit *O. Lamarckiana* und den meisten Derivaten tritt die Spaltung in der ersten Generation ein; mit den älteren Arten aber, mit einer einzigen Ausnahme, stets erst in der zweiten. Ich habe die aus dieser Tatsache abgeleiteten Folgerungen mittels zahlreicher subternärer Kreuzungen geprüft, führe aber hier nur die Ergebnisse der binären an.

Prozentischer Gehalt an Zwergen nach Kreuzungen von *Oenothera nanella* mit *O. Lamarckiana* und deren Mutanten

	Zwerge in der	
	1. Generation	2. Generation
O. Lamarckiana ♀ . .	17—24	—
" " ♂ . .	7—29	—
O. brevistylis	31—50	—
O. laevifolia ♂ . . .	45—51	—
O. rubrinervis ♀ . .	0	8—18
" " ♂ . .	0	10
O. lata[2]	40—55	—
O. scintillans ♀[2] . .	24—43	—
O. oblonga	0	—
O. gigas	4—12	—

[1]) In den drei folgenden Generationen von *Laxa* wurden nur 4—21 und 14 % *Rubrinervis* abgespalten.

[2]) Die Mutations-Theorie, Bd. II, S. 421—422.

Nur *O. rubrinervis* und *O. oblonga* verhalten sich somit abweichend; die erstere enthält die Statur-Pangene im aktiven Zustand; die letztere zeichnet sich auch sonst durch ihr abnormales Verhalten aus.

Prozentischer Gehalt an Zwergen, nach Kreuzungen von *Oen. nanella* mit älteren Arten

	1. Gener.	Zwerge in der 2. Gener. aus *Velutina*	2. Gener. aus *Laxa*
A. Isogame Arten			
O. Cockerelli ♀ . .	0	59	—
„ „ ♂ . .	0	49	—
„ *Hookeri* ♀ . .	0	5—6	—
„ „ ♂ . .	0	13—16	—
B. Heterogame Arten			
O. biennis ♀ . . .	0	± 50	—
„ *muricata* ♀ . .	0	52—71	—
„ *bien. Chicago* ♂	0	1 [1])	—
„ *biennis* ♂ . . .	96—100	—	—
„ *bien. Chicago* ♀ .	0	—	25—41
„ *cruciata* ♀ . .	0	—	49—53

Die älteren Arten haben somit wohl stets aktive Statur-Pangene, mit Ausnahme des männlichen Sexualtypus der *O. biennis*, in welchem sie labil sind. Über die Bedeutung dieser auffallenden Tatsache vergleiche man aber den letzten Abschnitt.

Fassen wir zum Schluß die Folgerungen aus allen unseren Zahlen zusammen, so können wir die Lage jedes einzelnen Pangens in jeder einzelnen Art, soweit die Untersuchung reicht, durch ein kurzes Wort bezeichnen, und sie in dieser Weise in eine einzige Tabelle zusammenfassen.

Die jetzt folgende Tafel ist eine rein empirische, falls man für die gewählten Bezeichnungen nur rein empirische Definitionen wählt. Sie ist dann von der Pangenesishypothese durchaus unabhängig. Ich betone dieses nachdrücklich, da sie nur so als experimentelle Grundlage für die spezielle Anwendung dieser Hypothese dienen kann.

Es bedeuten somit in der Tabelle:

1. lab. = labil: Spaltung in der ersten Generation durch die in derselben Spalte als inaktiv bezeichneten Arten, soweit diese darauf untersucht wurden,
2. inakt. = inaktiv: Ebenso mit den in derselben Spalte als labil bezeichneten Arten,
3. akt. = aktiv: Keine Spaltung in der ersten Generation, aber Spaltung in der zweiten durch die in derselben Spalte als inaktiv bezeichneten Arten,

[1]) Über die sehr komplizierten Assoziationen in dieser Kreuzung vergleiche man Kap. IV, § 5, S. 233.

4. abw. = abwesend: Intermediäre konstante Bastarde mit den in derselben Spalte als aktiv bezeichneten Arten,
5. ass. = assoziiert: Keine Spaltung bezw. Auftreten nur eines der beiden in analogen Fällen beobachteten Typen.

Ferner bedeutet —: nicht untersucht, und sind die Fälle, in denen eine Mutante von der *O. Lamarckiana* verschieden ist, durch fetten Druck hervorgehoben.

Die isogamen Arten verhalten sich in beiden Geschlechtern in derselben Weise und sind deshalb nur einmal angeführt; bei den hetero-



Fig. 108
Oenothera biennis cruciata nanella, eine 1903 aufgetretene Mutation von *O. biennis cruciata* (vergl. S. 299).

gamen sind die Kreuzungen der beiden Geschlechter zumeist verschieden und somit sind für diese die beiden Sexualtypen getrennt behandelt worden.

Die Spaltungen in der zweiten Generation fügen sich, soweit untersucht, bei den isogamen Arten den MENDELschen Gesetzen, bei den Verbindungen mit heterogamen Arten, soweit darauf geprüft, den oben für solche Bastarde abgeleiteten Regeln. Darauf wird aber in dieser Tabelle keine Rücksicht genommen, wie auch das spätere Verhalten der in der ersten Generation auftretenden Zwillinge nicht berücksichtigt worden ist.

Zustand der mutabelen Pangene in den untersuchten Arten von *Oenothera*

	Pangene								
	Laeta	Festigkeit	Statur	*Lata*	*Scint.*	*Oblonga*[1]	*Brevistyl.*	*Gigas*	*Densa*
A. *O. Lamarckiana*	lab.	lab.	lab.	inakt.	inakt.	inakt.	akt.	abw.	lab.
B. Jüngere Arten									
O. brevistylis	„	„	„	„	„	—	**inakt.**	„	—
„ *laevifolia*	—	„	„	—	—	—	akt.	—	—
„ *rubrinervis*	lab.	**inakt.**	**akt.**	inakt.	inakt.	inakt.	„	abw.	lab.
„ *nanella*	„	lab.	**inakt.**	„	„	„	„	—	„
„ *lata*	„	„	lab.	**lab.**	—	—	„	abw.	—
„ *scintillans* ♀	„	—	„	—	**lab.**	inakt.	—	—	—
„ „ ♂	„	—	—	inakt.	inakt.	„	—	—	lab.
„ *oblonga*[1]	ass.	ass.	ass.	—	—	**lab.**	—	abw.	—
„ *gigas*	„	lab.	lab.	inakt.	—	inakt.	—	**akt.**	—
C. Ältere Arten									
O. biennis ♀	inakt.	ass.	akt.	—	—	„	akt.	abw.	—
„ „ ♂	abw.	„	lab.	inakt.	inakt.	—	—	„	—
„ *muricata* ♀	inakt.	„	akt.	—	—	—	akt.	„	—
„ *biennis Chicago* ♀	abw.	akt.	„	—	—	—	„	„	inakt.
„ „ „ ♂	inakt.	„	„	inakt.	inakt.	inakt.	—	„	—
„ *Cockerelli*	„	„	„	„	„	„	akt.	„	—
„ *Hookeri*	„	—	„	„	„	„	„	„	—
„ *cruciata*	abw.	—	„	—	—	—	„	„	inakt.

[1]) Die Angaben für *O. oblonga* beziehen sich wesentlich auf deren weiblichen Sexualtypus und werden nur mit Vorbehalt aufgeführt, da meine Versuche hier noch manche Frage unbeantwortet lassen (vergl. die spezielle Tabelle auf S. 265).

Außerdem untersuchte ich noch die folgenden Fälle:

Zustand der mutabelen Pangene
Zweite Gruppe

A. *Laevifolia*-Pangene

O. Lamarckiana	lab.
O. brevistylis	lab.
O. laevifolia	inakt.

B. *Laeta*-Pangene

O. Millersi ♀	inakt.
O. strigosa	inakt.

Aus der Tabelle auf S. 294 ist ersichtlich:

1. Die Mutationsgruppe der *O. Lamarckiana* ist durch einen auffallenden Reichtum an labilen Pangenen ausgezeichnet.

2. Labile Pangene sind unter den übrigen Arten sehr selten, fehlen aber nicht notwendigerweise. Das einzige bis jetzt sicher festgestellte Vorkommen bezieht sich auf die Statur-Pangene im männlichen Sexualtypus von *O. biennis*.

3. Sowohl labile, wie auch aktive und inaktive Pangene der *O. Lamarckiana* können mutieren; ebenso können durch Mutation neue Pangene entstehen.

4. Eine Mutation ist zumeist auf die Umlagerung eines einzigen Pangens beschränkt, doch können dabei auch andere ihre Lage wechseln (latente Mutationen).

5. Diese Folgerungen sind rein empirische, wenn man für die gewählten Bezeichnungen die oben (S. 292—293) gegebenen Definitionen anerkennt.

Fünfter Abschnitt

Die Ursachen des Mutierens

Kapitel I

Die Anfänge der Mutabilität bei den Oenotheren

§ 1. Sporadische Mutationen der älteren Arten

Mehrfach ist von Gegnern der Mutationstheorie die Behauptung aufgestellt worden, daß das Mutieren eine besondere Erscheinung der *Oenothera Lamarckiana* sei und somit für die Theorie der Entstehung der Arten durch kleine Sprünge keinen ausreichenden Beweis liefere.

Meiner Erfahrung nach ist diese Behauptung aber keineswegs richtig. Allerdings ist es bis jetzt nicht gelungen eine andere Art aufzufinden, welche die Erscheinung in gleich hohem Grade zeigt; das ist aber für die Theorie auch gar nicht erforderlich. Es reicht aus, wenn andere Arten seltener mutieren. Dieses ist nun ohne Zweifel der Fall, aber es bedarf offenbar vieljähriger Kulturen im Versuchsgarten, mit Hunderten und Tausenden von sorgfältig gepflegten, aus künstlich befruchteten reinen Samen hervorgegangenen Individuen, um bisweilen eine vereinzelte Mutation auftreten zu sehen.

Namentlich ist es wichtig, daß in der Gruppe der Oenotheren auch außerhalb der *O. Lamarckiana* solche Vorgänge stattfinden, oder doch stattgefunden haben. Der Reichtum an elementaren Arten, den ich im zweiten Abschnitt (Kap. 1 § 7 S. 51) besprochen habe, deutet bereits darauf hin.

Stomps beobachtete unter seinen Bastarden von *Oenothera biennis* und *O. biennis cruciata* das Auftreten eines Zwerges und eines halbwegs in *Gigas* mutierten Individuums[1]. Weitere Angaben findet man in der Literatur zerstreut.

Mac Dougal fand, daß *Oenothera cruciata* in dem Adirondackgebirge eine Varietät hat, welche auch in seinen Kulturen auftrat, und meint, daß auch *O. grandiflora* neue Unterarten hervorbringt[2]. B. M. Davis hat nachgewiesen, daß *O. grandiflora* noch in einem anderen wichtigen

[1] Vergl. unten.

[2] D. T. Mac Dougal, Heredity and the origin of species; Smithsonian report for 1908, S. 513. Vgl. ferner: Species and Varieties, 1905, S. 590.

Punkte mit *O. Lamarckiana* übereinstimmt[1]). Sie besitzt nämlich das Vermögen, bei Kreuzungen Zwillingsbastarde hervorzubringen, analog unseren *Oen. hybr. laeta* und *velutina*[2]). Sie spaltet sowohl wenn sie als Vater, als wenn sie als Mutter in die Verbindung eintritt, und zwar bei Kreuzung mit den nämlichen Arten, welche dieses auch bei der *Lamarckiana* bewirken. Er erhielt diese Zwillinge aus *O. muricata* × *grandiflora* und aus *O. grandiflora* befruchtet durch eine amerikanische Form von *O. biennis*, welche in dieser Beziehung mit meiner *O. biennis Chicago* übereinstimmt. Solche Beobachtungen deuten auf eine allmähliche Entstehung der Mutationsperiode von *O. Lamarckiana* hin (vergl. unten). Ebenso sagt GATES „I may say that my cultures of Oenotheras derived from various sources indicate that at present many of these forms are no less variable or mutable than the *O. Lamarckiana*“[3]).

Einige durchaus beweiskräftige Fälle sind mir in meinen Kulturen von Zeit zu Zeit begegnet. Ich nenne hier als Beispiele die *O. biennis*, *O. biennis Chicago* und *O. muricata*.

Von *O. biennis* L. kommen in unseren Dünen zwei Varietäten vor: *O. biennis sulfurea* und *O. biennis cruciata*. Die letztere hat in meinem Garten durch Mutation eine Zwergform, *O. biennis cruciata nanella* hervorgebracht (Fig. 108 S. 293).

O. biennis sulfurea unterscheidet sich nur durch schwefelgelbe Blüten von der gewöhnlichen hochgelben Form. Sie kommt in den Dünen wohl überall mit dieser gemischt vor, tritt aber in einigen Jahren nur selten oder gar nicht, in anderen aber in Hunderten von Exemplaren auf. Sie ist in Kulturen aus Samen, soweit meine Erfahrung reicht, völlig konstant. Sie scheint in Europa weit verbreitet zu sein, denn ich habe sie auch in Deutschland und in der Schweiz an verschiedenen Stellen im Freien beobachtet (1903).

Es scheint, daß diese Form vielleicht ebenso alt, jedenfalls nicht viel jünger ist als die ganze Einfuhr der *O. biennis* in Europa. Denn sie wird bereits 1687 von PAULUS HERMANNUS im Catalogus Horti Academici Lugduno-Batavi erwähnt. TOURNEFORT beschreibt sie in seinen *Institutiones rei herbariae* (Ed. II, 1700, T. I, p. 302) unter dem Namen *Onagra latifolia flore dilutiore sive Lysimachia corniculata non papposa Virginiana major flore sulfureo.* In dem Hortus Cliffortianus erwähnt LINNÉ dieses und fügt hinzu, daß sie an denselben Orten aber etwas seltener als die gewöhnliche Form gefunden wurde. *Onagra latifolia* TOURNEFORT wurde von LINNÉ *Oenothera biennis* genannt. Die var: *sulfurea* verhielt sich somit damals schon so wie jetzt. Ob sie mit der *O. biennis* aus Virginien eingeführt worden ist oder später aus dieser entstand, und vielleicht gelegentlich noch entsteht, ist aber unbekannt.

Ich habe die *O. sulfurea* mehrfach aus unseren Dünen in Kultur genommen. Wenn man Samen oder Rosetten von Wurzelblättern im Freien einsammelt, hat man alle Aussicht, bei der Blüte darunter eine oder einige wenige *Sulfurea*-Exemplare zu finden. Einen Fundort, welcher dieses nicht zeigen würde, kenne ich bis jetzt nicht. Da aber die Varietät sich in jeder anderen Hinsicht genau so verhält wie die Art, schadet dieses bei Kreuzungsversuchen nicht.

---

[1]) B. M. DAVIS, Genetical studies on Oenothera I; Hybrids of Oenothera, Americ. Natural., Vol. 44, 1910 S. 110, und Vol. 45, 1911 S. 193.

[2]) Oder sollte dieses Vermögen daher rühren, daß die von DAVIS zu seinen Versuchen benutzte Form von *O. grandiflora*, welche er „Strain D“ nennt, und welche sich namentlich durch viel breitere Blätter von der Art selbst unterscheidet, ein Bastard zwischen *O. grandiflora* und *O. Lamarckiana* wäre?

[3]) R. R. GATES. Iowa Academy of Science 1911, S. 85.

Wie bereits erwähnt, ist die *Sulfurea* bei reiner Befruchtung erblich und rein. Bei Kreuzungen mit der hochgelben Form verhält sie sich in eigener Weise [1]). Ich machte die betreffenden Versuche in den Jahren 1905—1907. Im Frühling 1905 hatte ich aus den Dünen unweit Wyk aan Zee Rosetten von *Oen. biennis* in meinen Versuchsgarten übergepflanzt. Bei der Blüte zeigten sich darunter einige *Sulfurea*-Exemplare. Diese kreuzte ich mit den hochgelben normalen Individuen derselben Kultur, und zwar in beiden Richtungen. Die Samen säte ich erst im Frühling 1907 aus, pflanzte die Rosetten im April auf das Beet und erhielt 48 bezw. 32 blühende Exemplare. Die ersteren entstammten aus der Kreuzung *Sulfurea* × *biennis;* sie blühten alle hochgelb wie der Vater. Die anderen gingen aus der reziproken Kreuzung *Biennis* × *sulfurea* hervor und blühten alle schwefelgelb. Jede Pflanze öffnete am Hauptstengel über 20 einzelne Blüten, und die meisten blühten auch auf den Seitenästen. Dennoch war jede der beiden Kulturen in der Farbe durchaus gleichartig. Es gab weder Abweichungen noch auch Nüancen von Gelb zwischen den beiden Typen.

Wir haben somit:

Oen. biennis × *O. b. sulfurea* gibt: *Sulfurea* (schwefelgelb).
Oen. b. sulfurea × *O. biennis* gibt: *Biennis* (hochgelb).

Beide Bastarde sind somit goneoklin nach der Vaterseite oder kürzer gesagt patroklin. Es geht hieraus hervor, daß man im Freien, wo die beiden Formen gewöhnlich zusammenwachsen, den einzelnen Pflanzen nicht ansehen kann, ob sie von reiner oder von in dieser Hinsicht gemischter Herkunft sind. Auch das Verhalten der Nachkommen im Versuchsgarten würde nichts beweisen, da beide Typen konstant sind, bei reiner Befruchtung. Merkwürdig ist auch, daß die Kreuzung *O. Lamarckiana* × *O. biennis sulfurea* sich gerade entgegengesetzt verhält. Hier fand ich in den Bastarden das Hochgelb dominierend, mit völligem Ausschluß des Schwefelgelb. (Es blühten im Sommer 1908 18 dieser Bastarde in der ersten Generation). Auch hier trat nachher keine Spaltung ein, denn die 37 blühenden Exemplare meiner zweiten Generation (1909) hatten alle nur hochgelbe Kronen.

Ich habe die *Sulfurea*-Varietät nur so weit studiert, als es für die Kontrolle meiner Versuche erforderlich schien. Doch scheint es mir, daß eine weitere Prüfung dieser Eigenschaft wichtige Resultate verspricht, da sie sich jedenfalls bei Kreuzungen durchaus anders verhält als die Blütenfarben in den meisten anderen Gattungen.

Oenothera biennis cruciata wurde zum erstenmal in meiner Mutations-Theorie (Bd. II, S. 599) erwähnt, und zwar von einem Fundort in den Dünen unweit Sandpoort. Sie ist seitdem auch an anderen Stellen in unseren Dünen beobachtet worden. Im Sommer sandte mir Herr Prof. Dr. H. Klebahn lebende Exemplare, welche auf der Lüneburger Heide mit *O. biennis* zusammenwachsend gefunden waren. Auch von anderen Stellen in Deutschland erhielt ich Angaben über ihr Vorkommen. Sie scheint somit, obgleich sehr selten, dennoch ziemlich weit verbreitet zu sein. Es deutet dieses auf wiederholte Mutationen hin, ähnlich, wie ich diese für *Linaria vulgaris peloria* beschrieben habe (Mut.-Theorie, Bd. I, S. 563).

Von meiner Rasse von *O. biennis cruciata* kultivierte ich 1901 die erste, 1902 und 1904/5 die zweite, 1906/7 und 1909 die dritte und 1910 die vierte Generation, und zwar stets in zahlreichen blühenden Exemplaren. Die Varietät zeigte sich dabei ausnahmslos als konstant.

Ferner säte ich von den Samen von 1901, welche ich durch Bestäubung in Pergamindüten rein befruchtet hatte, im Jahre 1903 eine größere Kultur. Sie umfaßte etwas über 500 blühende Exemplare mit

[1]) Vergl. Abschn. II, Kap. I, § 1, S. 30.

völlig normalen Eigenschaften und rein cruciaten Blüten. Unter ihnen trat aber ein einzelnes Zwergexemplar auf, welches aber erst im September zu blühen anfing, also zu spät, um noch keimfähige Samen in ausreichender Menge reifen zu können. Ich habe dann versucht, es zu überwintern, aber gleichfalls ohne Erfolg. Es fing in einer Höhe von nur 7 cm an zu blühen und öffnete im Laufe des Septembers und des Oktobers eine Reihe von Blüten, welche sämtlich cruciat waren, d. h. linealische Petalen hatten, wie diejenigen der Mutterform (Fig. 108 S. 293).

Es liegt hier also eine Mutation von *O. biennis cruciata* in *O. bien. cruc. nanella* vor, welche etwas seltener zu sein scheint als die Mutation von *O. Lamarckiana* in *O. nanella* (1 auf 500 gegen etwa 1 %). Es sei noch bemerkt, daß es sich nicht etwa um einen Bastard dieser letzteren mit *O. biennis cruciata* handeln kann, erstens wegen der völlig zuverläßlichen Selbstbefruchtung der Mutter in einem geschlossenen Pergaminbeutel, und zweitens, weil ein solcher Bastard nicht linealische, sondern breite, umgekehrt herzförmige Blumenblätter haben würde, wie ich dieses bereits in meiner Mutationstheorie beschrieben und auch später vielfach erfahren habe.

Dieses mutierende Exemplar stimmte in seinen übrigen Eigenschaften in merkwürdiger Weise mit meinen aus *O. Lamarckiana* entstandenen Rassen von *O. nanella* überein. Wenige Wochen nach dem Auspflanzen auf das Beet unterschied es sich bereits stark von seinen Nachbarn, indem die erwachsenen Blätter der Wurzelrosette nur 9 cm erreichten, während sie bei den anderen Pflanzen desselben Beetes eine Länge von 20 cm aufwiesen. Auch hatten sie eine breite Basis und bildeten dadurch im Herzen der Rosette jene dicht ineinander gedrungene Gruppe, an der die Zwergrassen bereits in frühester Jugend kenntlich zu sein pflegen.

Aber sie vereinigten mit den Merkmalen der *nanella* diejenigen der *O. biennis*. Im Juni, bevor der Stengel zu treiben anfing, war es völlig klar, daß hier eine Mutation vorlag, und wurde die Pflanze deshalb mit allen erforderlichen Sorgen isoliert. Sie blieb dem Vorbilde der *O. nanella* während des ganzen Sommers treu und wurde Ende September photographiert.

Von der spärlichen Ernte haben nur zwei Samen gut gekeimt. Diese entwickelten sich zu kräftigen Pflanzen, welche im August 1905 geblüht haben. Sie hatten die länglichen Blätter der *O. biennis*, aber die Statur der *Nanella*, indem sie nur etwa 25 cm Höhe erreichten. Ihre Blüten hatten sämtlich linealische Petalen, setzten aber keine Samen an. Diese zweite Generation macht es wenigstens sehr wahrscheinlich, daß die *O. biennis nanella* eine ebenso konstante Rasse ist, wie die aus *Lamarckiana* hervorgegangenen Zwerge.

Wie bereits erwähnt, ist im Jahre 1911 durch Mutation, d. h. unvermittelt, ein Zwerg aufgetreten, und zwar aus *O. biennis* × *biennis cruciata*, diesmal aber nicht in meinen Kulturen, sondern in denen des

Herrn Prof. THEO. J. STOMPS im hiesigen Garten[1]). Es waren etwa 600 Bastarde zweiter Generation zwischen *O. biennis* selbst und der genannten Varietät, und zwar in verschiedenen Kombinationen. In der Gruppe von *O. biennis* × *biennis cruciata* (60 Ex.) wurde Ende Mai ein Zwerg kenntlich, welcher die oben beschriebenen Merkmale hatte. Er wurde isoliert und blühte im September mit cruciaten Blüten, welche aber keine Samen ansetzten. Er hatte mehrere Seitenstengel, welche den Hauptstamm überragten, aber doch nur etwa 30 cm Höhe erreichten. Der Umfang des ganzen Versuches (1 Zwerg auf etwa 600 Pflanzen) deutet auf etwa denselben Mutationskoeffizienten, wie meine Kultur von 1903.

Ferner ist aus einer Kreuzung von *O. Hookeri* und *O. biennis* in einer Kultur von 1912 ein Zwerg aufgetreten. Es geschah in der vierten Generation der oben (Abschn. II, Kap. IV, S. 103) erwähnten Rasse von *Rubiennis* aus *O. Hookeri* × *biennis*. Wie dort erwähnt wurde, spaltet sich diese Rasse alljährlich in *Rubiennis* und *Hookeri;* die ersteren wiederholen die Spaltung, während die letzteren in ihren Nachkommen konstant bleiben. Von den 70 Exemplaren der vierten Generation waren 64 *Hookeri* und 6 *Rubiennis*, und unter den letzteren war ein Zwerg, der sich durch halb so lange und am Grunde breitere Blätter in dicht gedrungener Rosette schon im Juni zu erkennen gab. Er entwickelte sich seitdem kräftig, behielt seine Gestalt, doch mußte aus äußeren Gründen vor der Blüte ausgerodet werden.

Dieser Fall lehrt, daß die Mutabilität wenigstens im männlichen Sexualtypus der *O. biennis* liegt, eine Tatsache, welche, wie wir unten sehen werden, in Verbindung mit dem Verhalten dieser Art bei Kreuzungen mit *O. nanella* von Bedeutung ist. Dasselbe lehrt der folgende Fall.

Zum vierten Male ist aus *O. biennis* ein Zwerg entstanden, diesmal wiederum in einem subternären Bastard aus *O. Hookeri* und der reinen *O. biennis*, also ohne Mitwirkung von *O. biennis cruciata*, welche in den beiden ersten Fällen der Vater war. Die Kreuzung *O. Hookeri* × *biennis* machte ich 1907; die erste Generation 1908 war einförmig, die zweite 1909 spaltete aber in zwei Typen (vergl. S. 104). Diese kreuzte ich miteinander und erhielt dadurch 1910 den Bastard *O. (Hookeri × biennis) Hookeri × O. (Hook. × bien.) rubiennis*, welcher wiederum zweiförmig war und die beiden elterlichen Typen wiederholte. Die Kultur umfaßte 75 Exemplare, von denen 10 % *Rubiennis* waren. Eines von diesen wurde zu einem Zwerge, der in einer Höhe von nur etwa 2 cm zu blühen anfing, als der ganze Stengel oberhalb der ersten Blüte kaum 10 cm lang war. In den vegetativen Teilen hatte er die Merkmale des *Rubiennis*-Typus in Verbindung mit der gedrungenen Statur der Zwerge. Auch von diesem Exemplar habe ich keine Samen gewinnen können.

Im Sommer 1908 entstand nochmals ein Zwerg und zwar in den Kulturen eines Bastardes zwischen *O. cruciata* Nutt. und *O. biennis cruciata*. Diese Kreuzung hatte ich 1903 gemacht, die erste Generation 1906 und die zweite 1908 kultiviert. Die Rasse war einförmig, in den vegetativen Teilen der *O. cruciata* × *biennis* gleich, die zweite Generation hatte aber cruciate Blüten. Obgleich die zweite Generation nur 60 Individuen umfaßte, entstand doch in ihr ein Zwerg, welcher bereits im Juli als solcher kenntlich

[1]) THEO. J. STOMPS, Mutation bei *Oenothera biennis L.* Biol. Zentralblatt, Bd. 32, 1912, S. 521, Tafel I.

war. Er hatte die breiten und kurzen, gedrungenen Herzblätter in der Rosette, wie sie in der gewöhnlichen *O. nanella* so oft durch die Krankheit bedingt werden (vergl. Fig. 92 bis 95 auf S. 210 u. 211), und wurde bis in den Herbst weiter kultiviert, sezte aber keine Samen an.

Endlich ist noch ein Zwerg entstanden aus *Oen. cruciata* Nutt × *biennis cruciata* und zwar 1908 in der zweiten Generation aus einer 1905 gemachten Kreuzung, welche eine Kultur von nur 45 Exemplaren umfaßte. Die Zwergpflanze war als Rosette an ihrem dicht gedrungenen, offenbar durch die *Nanella*-Krankheit veränderten Herzen deutlich kenntlich, aber auch sonst viel kleiner als ihre Schwestern. Sie wuchs bis in den Spätherbst kräftig heran, ohne diese Merkmale zu verlieren, aber auch ohne einen Stengel zu treiben.

Es sind also bis jetzt im ganzen aus *O. biennis* und deren Bastarden sechs Zwerge durch Mutation entstanden, trotzdem im ganzen nur wenige Tausende von Exemplaren gezüchtet worden sind. Und zwar aus der reinen *O. biennis cruciata* einmal, aus ihren Bastarden mit *O. biennis* einmal, aus denen mit *O. cruciata* zweimal und endlich aus den Bastarden zwischen der typischen *O. biennis* und *O. Hookeri* zweimal. Es besitzen also sowohl *O. biennis* wie *O. biennis cruciata* dieses Mutationsvermögen, und zwar, soweit es sich jetzt beurteilen läßt, in ihrem männlichen Sexualtypus. Es sei ferner daran erinnert, daß unsere Kreuzungsversuche gelehrt haben, daß im männlichen Sexualtypus von *O. biennis* die Statur-Pangene sich in labilem Zustande befinden, eine außerhalb der *Lamarckiana*-Gruppe unter den Oenotheren sehr seltene Erscheinung. Offenbar darf die Mutabilität der Statureigenschaft zu diesem labilen Zustande ihrer stofflichen Träger in Beziehung gebracht werden.

Ferner ist aus *O. biennis* L. im Sommer 1911 ein Mutant entstanden, der in seinen Merkmalen mit der unten zu besprechenden *O. Lamarckiana semi-gigas* übereinstimmt, diese aber mit den Eigenschaften der *O. biennis* verbindet. Es geschah in den oben erwähnten Kulturen von Stomps im hiesigen botanischen Garten[1]) und zwar unter den Bastarden der ersten Generation von *O. biennis cruciata* × *biennis*. Die Pflanze zeichnete sich bereits im vegetativen Leben durch kräftigeren Wuchs aus, verriet ihre wahre Natur aber erst durch die dickeren Blütenknospen. Sie wurde darauf auf die Anzahl der Chromosomen in ihren Kernen untersucht. Stomps fand deren 21, und schließt daraus, daß die Mutation durch die Kopulation einer normalen Keimzelle mit einer solchen mit verdoppelter Chromosomenzahl entstanden sein muß. Letztere Keimzelle war also in *Gigas* umgewandelt, und würde, falls sie eine ihr gleiche, mutierte Zelle getroffen hätte, die volle Form *O. biennis gigas* erzeugt haben. Tatsächlich entstand aber die *O. biennis semi-gigas*. Die Pflanze war steril, wie die entsprechenden Mutanten von *O. Lamarckiana* (siehe unten).

Es ist wichtig, daß die beiden, in experimentellen Kulturen aufgetretenen Mutationen von *O. biennis* solche sind, welche auch von *O. Lamarckiana* hervorgebracht werden.

---

[1]) Theo J. Stomps, a. a. O. Tafel I, Fig. 2 und 3.

An Fasciationen ist die *Oenothera biennis* in unseren Dünen besonders reich. Nicht selten findet man 10—20 schön verbänderte und entsprechend gespaltene Stengel an der nämlichen Stelle. Auch in meinen Kulturen fehlten sie nicht, und da sie die Blütenrispen für die Einhüllung in Pergaminbeuteln weniger geeignet machten, wurden sie regelmäßig beachtet. Auch an anderen Bildungsabweichungen ist *O. biennis* reich, wie solches ja auch der Fall ist für die *O. Lamarckiana* (Mut.-Theorie I, S. 336—351).

Jetzt komme ich zu den Mutationen von *O. muricata* L., welche aber viel seltener sind als die soeben beschriebenen. In unseren Dünen ist diese Pflanze eine sehr einförmige. Eigentliche Varietäten kenne ich nicht. Verbänderte Stengel und andere Monstrositäten findet man bisweilen, aber seltener als bei *O. biennis*. Wie diese ist sie teils einjährig, überwintert aber auch mit schwachen Rosetten von Wurzelblättern und dünnen Hauptwurzeln.

Mutationen hat sie in meinem Versuchsgarten dreimal hervorgebracht. Erstens in 1905 aus einer unweit Zandvoort eingesammelten Rosette. Diese Pflanze unterschied sich von den übrigen Exemplaren derselben Kultur durch viel stärkeren Wuchs. Sie erreichte weit über 2 m an Höhe, während die übrigen Pflanzen, 35 an der Zahl, nur bis etwa 1,80 m emporwuchsen. Sie war bereits beim Anfang der Blüte, also im Juli, deutlich kenntlich, hatte einen dickeren Stamm, größere Blätter und namentlich größere und schönere Blüten. Ich habe ihre Samen gesammelt, aber bis jetzt noch nicht ausgesät.

Auch im Jahre 1909 ist eine solche hochwüchsige, auffallend starke und großblättrige Pflanze entstanden, damals aber in einer Kultur von *O. cruciata* × *muricata*. Sie hat sehr reichlich geblüht, doch habe ich keine Samen geerntet.

Die dritte Mutation war eine viel auffallendere, entstand aber nicht in einer reinen Kultur von *O. muricata* selbst, sondern aus der Kreuzung von *O. muricata* × *O. (biennis* × *muricata)*. Da aber dieser Bastard zu den Merkmalen der *O. muricata* zurückkehrt, wie ich in § 3 des II. Abschnittes, Kap. 3 (S. 93) gezeigt habe, soll die Mutation hier angeführt werden. Um so mehr als sie in allen ihren Merkmalen weiter von der *O. biennis* abwich als die *O. muricata* selbst und somit gar keinen Einfluß ihrer Großmutter *O. biennis* erkennen ließ.

Es kommen nach Kreuzungen Mutationen wenigstens ebenso oft vor als nach reiner Selbstbefruchtung; ich unterlasse aber in der Regel ihre Erwähnung und betrachte sie nur als Bestätigung der entsprechenden Fälle. Die jetzt zu behandelnde, 1910 aufgetretene, hat aber bis heute kein Analogon aufgewiesen.

Sie war schmalblättrig, kleinblütig, in der Blütenrispe und auch sonst stark rot angelaufen. Im Rosettenstadium unterschied sie sich nicht merklich von ihren Nachbarn, aber sobald sie ihren Stengel in die Höhe trieb, zeichnete sie sich aus. Dabei kam, daß alle ihre Schwestern, von denen etwa dreißig geblüht haben, sehr einförmig waren, sogar in der Höhe und in der Verzweigung. Die Stengelblätter des abweichenden Exemplares waren nur 0,5 cm breit, während sie sonst 2 cm breit zu sein pflegen. Die untersten Blätter der Traube erreichen an den nor-

malen Exemplaren eine Länge von etwa 12 bei einer Breite von 2 cm, während sie hier nur 5,5 × 0.7 cm groß waren. Übrigens waren sie in der Form und im Bau des Randes übereinstimmend, dagegen fehlte ihnen



Fig. 109
Oenothera muricata. Links eine normale Pflanze; rechts der 1910 entstandene schmalblätterige Mutant. Beide aus *O. muricata* × *(biennis* × *muricata)* unter Ausschaltung der Merkmale von *O. biennis* entstanden. Sept. 1910.

das bläuliche Grün der Art fast durchweg. Die Rispen von *O. muricata* sind dicht mit den Früchten besetzt und zwischen diesen stark beblättert;

die Früchte der schmalblättrigen Pflanze waren weniger dicht gestellt, mit kleineren Brakteen. Die Blüten waren klein, öffneten sich nur wenig, die Petalen fast kreisrund und sehr dunkelgelb, Kelch und Kelchröhre tief rotbraun. Der Fruchtansatz war, auch bei freier Bestäubung, nur ein sehr unbedeutender.

Die beschriebenen Tatsachen beweisen, daß die Mutabilität unter den Oenotheren nicht auf die *O. Lamarckiana* beschränkt ist, aber doch außerhalb dieser Gruppe viel seltener und beschränkter ist, als in ihr.



A B

Fig. 110

Links *Oenothera salicastrum*, rechts *O. salicifolia*, zwei schmalblätterige Mutanten aus *O. biennis Chicago*, Aug. 1912. Dritte Generation (vergl. Fig. 18 S. 52).

§ 2. *Oenothera salicastrum*, eine Mutation aus *O. biennis Chicago*.

Im Sommer 1904 habe ich in den Vereinigten Staaten von Nordamerika, und namentlich in Missouri und Kansas, vielfach nach wildwachsenden elementaren Arten von *Oenothera* gesucht. Am 8. Sept. traf ich dabei in der Nähe von Courtney in „The bottom", einem von Zeit zu Zeit vom Missouri-Fluß überschwemmten Gebüsche, einen Standort von *O. biennis Chicago* an, auf welchem mitten zwischen zahl-

reichen normalen, hohen und reichlich blühenden Exemplaren ein Individuum mit fast linealischen Blättern stand. Es war offenbar eine Mutation. Es hatte kleinere Blüten und dünne Früchte, von denen leider nur die vier unteren ausreichend reif waren. Ich sammelte diese, obgleich ihre Samen von den umgebenden Pflanzen befruchtet sein konnten, und entnahm auch diesen gleichzeitig die wenigen vorhandenen reifen Kapseln.



Fig. 111
Oenothera salicastrum, eine typische Pflanze beim Anfang der Blüte, Ende Juli 1911

Diese beiden Samenproben wurden 1905 ausgesät. Sie gaben 140 und 110 Keimpflanzen, welche nahezu sämtlich geblüht haben und sich als gewöhnliche *Biennis Chicago* herausstellten. Nur fünf Ausnahmen gab es; eine aus den Samen der schmalblätterigen Mutter und vier aus denen der übrigen Pflanzen. Sie hatten dieselben linealischen Blätter wie das in Courtney beobachtete Exemplar. Das erstere hat geblüht, aber keine Samen gebracht; von den vier letzteren blieb eins eine Rosette, während drei blühten und mit dem eigenen Staub befruchtet

wurden. Nur zwei von diesen setzten Samen an; das eine hatte glatte, das andere runzlige Blätter; beide waren sehr schwach (Fig. 110 A und B).

Erst 1911 konnte ich diese Samen aussäen. Ich erhielt 197 und 293 Keimpflanzen, von denen die meisten bald anfingen ihren Stengel zu treiben. Alle hatten sie linealische Blätter, aber diejenigen der ersten Gruppe waren glatt, und diejenigen der zweiten Gruppe runzlig. Beide Gruppen waren sehr einförmig und jede ihrer Mutter gleich. Die Pflanzen waren, soweit sie auf die Beete ausgepflanzt worden sind, sehr kräftig und reich verzweigt, und je nach der Kultur niedrig und voll, oder hoch (1.50 m und darüber) und schlank. Sie blühten reichlich, hatten dieselben Blüten wie die *Biennis Chicago*, aber dünnere und längere Früchte mit reichlichem Samenansatz. In der dritten Generation, 1912, haben beide sich wiederum, in größeren Kulturen, als konstant erwiesen.



Fig. 112
Oenothera salicastrum. Keimpflanze am Anfang der Stengelbildung. Links oben ein Blatt; darunter ein Blatt von *Oenothera biennis Chicago*, bei gleicher Kultur und gleichem Alter der Pflanze.

Es ist mir wahrscheinlich, daß hier zwei verschiedene Mutationen vorliegen, und daß die eine mit den runzligen Blättern, mit der von mir in Missouri beobachteten Mutante, sowie mit einer unter dem Namen *O. salicifolia* von MAC DOUGAL beschriebenen Mutation übereinstimmt. Bis jetzt habe ich aber nur diejenige mit den glatten Blättern näher untersucht. Dieser gebe ich den Namen *O. salicastrum* (Figur 110—112).

Sie unterscheidet sich in den Folgen ihrer Kreuzungen von der Mutterform in ganz eigentümlicher Weise. Ich habe bis jetzt nur ihr Verhalten gegenüber *O. Lamarckiana* und *O. biennis Chicago*, und zwar für beide Fälle in den reziproken Kreuzungen studiert. Die erstere Art wird von der *O. salicastrum* genau in derselben Weise gespalten wie von ihrer Mutterart. Ich machte die Kreuzungen 1911 und erhielt das folgende Ergebnis:

	Anzahl d. Individ.	Kreuzung
O. salicastrum × *Lam.* . .	60	17 % *Densa*, 83 % *Laxa*
O. Lam. × *salicastrum* . .	60	20 % *Laeta*, 80 % *Velutina*

Die vier Typen wurden eingehend mit den entsprechenden Zwillingen aus *O. Lamarckiana* und *O. biennis Chicago* verglichen und unterschieden sich in keinem Lebensalter merklich von diesen. Die Pflanzen haben nahezu sämtlich geblüht. Ich folgere aus diesem Befunde, daß die *O. salicastrum* die beiden selben Sexualtypen besitzt wie ihre Mutterart, wenigstens in bezug auf die hier in Betracht kommenden Merkmale.

Daraus würde sich ferner ableiten lassen, daß in ihr der schmalblättrige männliche Sexualtypus über den weiblichen breitblättrigen dominiert. Die Mutation würde somit einfach auf den Wechsel der Dominanz und auf die diese bedingenden Faktoren zurückzuführen sein.

In diesem Punkte würde die neue *O. salicastrum* sich an die Seite der amerikanischen Art *O. cruciata* Nutt. stellen. Denn auch in dieser ist der weibliche Sexualtypus breitblättrig und der männliche schmalblättrig, und dominiert der letztere über den ersteren, wie die langen sehr schmalen Blätter zur Genüge zeigen. Damit wäre der Gegensatz in bezug auf diese Dominanz zwischen *O. cruciata* und *O. biennis Chicago*, wenn auch nicht aufgeklärt, so doch unserem Verständnis wesentlich näher gebracht.

Aus dieser Auffassung des Mutationsvorganges läßt sich nun das Verhalten gegenüber der Mutterart in einfacher Weise berechnen, wenn wir die Dominanz des schmalblättrigen Typus als durchgreifend annehmen. Wir haben dann:

		Sexualtypen		Ergebnis
O. salic. × *O. bienn. Chic.*	=	breitbl. × schmalbl.	=	schmalbl.
O. bienn. Chic. × *O. salic.*	=	„ × „	=	„

Ich machte die Kreuzungen 1911 und erzog aus jeder in 1912 eine Gruppe von 60 Exemplaren, welche nahezu alle geblüht haben. Beide Kulturen waren durchaus einförmig und einander, soweit ich es beurteilen konnte, völlig gleich. Sie hatten ausnahmslos die schmalen Blätter der *O. salicastrum*, aber viel kräftigere Stengel als diese. Sie erreichten vor der Blüte, Ende Juli, über 1,5 Meter und wuchsen dann während der Blüteperiode noch bedeutend weiter in die Höhe.

Vielfach habe ich versucht, diese Mutation auch in meiner aus *Chicago* stammenden Rasse von *O. biennis Chicago* auftreten zu sehen, indem ich künstlich befruchtete Samen in größerer Menge aussäte. Im Jahre 1905 hatte ich z. B. zu diesem Zweck 3500 und im Frühling 1911 etwa 2500 Keimpflanzen, aber keine von ihnen hatte die schmalen Blätter der *O. salicastrum*. Dagegen sind solche Exemplare in meinen Kreuzungsversuchen von Zeit zu Zeit aufgetreten, wenn auch sehr selten. Ich führe als Beispiel nur eine Pflanze an, welche in der dritten Generation meines Bastardes *O. biennis* × *biennis Chicago* erschien, nur 30 cm Höhe erreichte, im September auf zahlreichen Zweigen reichlich blühte, deren Blätter aber noch viel schmäler waren als diejenigen der *O. salicastrum*, indem sie bei etwa 3 cm Länge nur etwa 3 mm an Breite erreichten. In Bastardkulturen von *O. biennis Chicago* und *O. Lamarckiana* oder deren Derivaten habe ich solche Mutanten mit langen linealischen Blättern mehrfach beobachtet, doch ist hier die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß sie ihr Entstehen der Mutabilität der letztgenannten Spezies verdanken.

Eine ganz andere Form von schmalen Blättern wurde an der amerikanischen *Oenothera biennis* von C. Stuart Gager in Kulturen beobachtet, welche nach Bestrahlung mit Radium-Strahlen gemacht wurden[1]. Sie traten nur an einem Teile des betreffenden Individuums auf. Ähnliche schmalblättrige Typen, an vereinzelten Zweigen sonst normaler Individuen sind auch in meinem Versuchsgarten, und zwar bei verschiedenen Arten und deren Bastarden, beobachtet worden.

---

[1]) C. Stuart Gager, Cryptomeric Inheritance in Onagra, *Brooklyn Botanic Garden*, Contrib. Nr. 3 Fig. 2 und *Bull. Torrey Bot. Club* 1911 T. 38 S. 461.

§ 3. Metakline Bastarde

Eine eingehende Vergleichung der Erscheinungen der Mutabilität mit den Folgen der Kreuzungen von *Oenothera Lamarckiana* und deren Derivaten deutet mit Bestimmtheit darauf hin, daß das Mutieren vor der Befruchtung stattfindet, und daß bereits mutierte Sexualzellen dabei mit anderen mutierten oder mit normalen zusammentreffen (vergl. unten



Fig. 113
Oenothera biennis Chicago × *Lamarckiana*. Eine metakline *Velutina*-Pflanze. Anfang Juli 1911.



Fig. 114
Oenothera biennis Chicago × *Lamarckiana*. Eine metakline *Velutina*-Pflanze am Ende der Blüte. Nov. 1910.

Kap. II, § 5). Wenden wir dieses auf die älteren Arten an, so entsteht die Möglichkeit, solche mutierte Sexualzellen in Kreuzungen aufzufinden. Es ist dazu nur erforderlich, daß sie mit der für die Kreuzung gewählten zweiten Art einen anderen Bastard geben als die nicht mutierten Sexualzellen.

Gehen wir noch einen Schritt weiter, so können wir uns vorstellen, daß bei heterogamen Arten eine der am ersten zu erwartenden

Mutationen der Übergang einer Sexualzelle in den dem entgegengesetzten Geschlecht eigenen Sexualtypus ist. Es braucht dabei offenbar nichts wesentlich Neues, sondern nur eine neue Kombination bereits vorhandener Erbschaften aufzutreten. Trifft man aber in Kreuzungsversuchen einen solchen Fall, so wird ein Hybride erscheinen, wie man ihn von der reziproken Kreuzung erwarten würde. Einen solchen Bastard nenne ich daher einen metaklinen.

Solche metakline Bastarde habe ich bis jetzt nur in Kreuzungen von *Oenothera biennis Chicago* und *O. cruciata* Nutt. beobachtet, hier aber zu wiederholten Malen. Wie oben mehrfach beschrieben wurde, geben die beiden Sexualtypen dieser Arten mit *Oen. Lamarckiana* und deren Derivate verschiedene Zwillinge. *O. bien. Chicago* × *Lamarckiana* erzeugt *Densa* und *Laxa*, die reziproke Kreuzung aber *Laeta* und *Velutina*. Tritt nur im ersten Fall unter Hunderten von *Laxa* und *Densa* eine *Velutina* oder eine *Laeta* auf, so ist sie als metakliner Bastard zu betrachten. Denn die Eizelle, aus der sie entstand, verhielt sich der *Lamarckiana* gegenüber, wie es in normalen Fällen der Pollen der *O. biennis Chicago* tut. Ebenso erzeugt *O. cruciata* × *Lamarckiana* die Bastardzwillinge *Densa* und *Laxa*, während der reziproke Hybride die *Gracilis* ist. Findet man somit in den ersteren Kreuzungen *Gracilis*-Exemplare, so findet die nämliche Schlußfolgerung Anwendung.

Fangen wir mit den metaklinen Bastarden der *O. biennis Chicago* an.

Bei der Beschreibung der einschlägigen Versuche habe ich gelegentlich solche *Velutina*-Exemplare erwähnt (S. 151, S. 235, S. 267). Ich gebe daher zunächst hier eine Zusammenstellung dieser Fälle. Von den sieben beobachteten *Velutina* haben sechs geblüht; aus jeder Kreuzung habe ich eine rein befruchtet und ihre zweite Generation auf Einförmigkeit geprüft. Es entstanden nur *Velutina*-Pflanzen; ihre Anzahl ist in den beiden letzten Spalten verzeichnet worden.

O. biennis Chicago, Entstehung metakliner *Velutina*

Kreuzung	Ernte	Kultur	Anzahl d. Indiv.	*Velutina*	2. Gen. Indiv.	*Velutina* Blüh.
O. biennis Chicago × *Lam.*	1907	1908/10	236	2	70	25
" " × "	1910	1911	182	1	—	—
" " × *nanella*	1908	1910	80	2	70	25
" " × *oblonga*	1908	1909/10	143	2	60	30
		Zusammen	641	7	200	80

Diese *Velutina*-Pflanzen habe ich stets, sowohl in der ersten wie in der zweiten Generation, genau mit der neben ihnen kultivierten *Velutina* aus der reziproken Kreuzung verglichen. Es stellte sich dabei eine völlige Übereinstimmung heraus, und zwar während der ganzen Entwickelungszeit, von der Keimung bis zur Samenreife. Die *Velutina*, welche *O. biennis Chicago* zum Vater haben, sind leicht von denen zu unterscheiden, welche aus der Kreuzung einer anderen Art mit *O. Lamarckiana* hervorgehen. Jedesmal stimmten aber die metaklinen Bastarde mit jenen, und nicht etwa mit einem anderen *Velutina*-Typus überein.

Das Verhältnis, in der die metaklinen Bastarde auftreten, ist hier 641 : 7, oder etwa 1%, eine Zahl, welche mit den Mutationskoeffizienten der *O. Lamarckiana* in aus-

reichender Weise übereinstimmt, um als solcher gelten zu können[1]). Wahrscheinlich muß es etwas niedriger gestellt werden, da in einigen hier nicht angeführten analogen Kreuzungen keine *Velutina*-Exemplare beobachtet worden sind.

Aus diesen Tatsachen dürfen wir folgern, daß die Eizellen von *O. biennis Chicago* gelegentlich mutieren, und dabei eine sonst nur dem männlichen Sexualtypus dieser Art eigene Eigenschaft annehmen. Das Auftreten metakliner *Velutina* habe ich außerdem noch zweimal (1910) beobachtet, aber in komplizierteren Kreuzungen der *O. biennis Chicago.* Gleichfalls habe ich ein einziges Mal eine *Laxa* in einer Kreuzung *O. Lamarckiana* × *O. biennis Chicago* (1905) beobachtet, sie spaltete sich in der nächsten Generation in derselben Weise in *Laxa* und *Atra* wie solches die normale *Laxa* zu tun pflegt (S. 151), wobei die *Laxa* sich in den folgenden Generationen wiederum spaltete und die *Atra* konstant blieb (1912). Da dieses aber ein isolierter Fall ist, kann ich einstweilen darauf nur wenig Gewicht legen.

Dagegen würde man neben *Velutina* auch metakline *Laeta* erwarten. Diese habe ich auch gefunden, aber bis jetzt nur einmal, teils weil die *Laeta* in der Jugend und in dichten Kulturen viel weniger leicht von der *Laxa* zu unterscheiden ist als die *Velutina*, teils wie sie in bedeutend geringerer Anzahl zu erwarten ist. In meinen Kreuzungen von *O. Lamarckiana* × *O. biennis Chicago* erhielt ich 3—29 % *Laeta* gegen 71—97 % *Velutina*, im Mittel 14 % gegen 86 %, oder 1 *Laeta* auf 6 *Velutina* (S. 124). Auf die 641 Exemplare der S. 309 erwähnten Versuche würde man nach dieser Analogie höchstens eine *Laeta* erwarten dürfen, und sie konnte um so leichter übersehen werden, als ich anfangs selbstverständlich diese Erwartung noch nicht ausgerechnet hatte. Ich habe dann versucht in einer Wiederholung der Kultur die *Laeta* aufzufinden, und säte dazu in 1912 aus der Ernte von 1910 die mir übrig gebliebenen Samen. Ich erhielt aus drei Kreuzungen 434 Pflanzen, von denen etwa die Hälfte *Laxa* und die andere Hälfte *Densa* waren. Daneben gab es eine *Velutina* und eine *Laeta*, welche leicht erkannt wurden, sobald sie ihre Stengel zu treiben anfingen. Die *Velutina* blieb eine schwache Pflanze und blühte im August, die *Laeta* war ebenso stark wie die *Laxa*-Pflanzen dieser Kultur. Sie fing Ende Juli an zu blühen und wurde vor und während der Blütezeit genau mit dem entsprechenden reziproken Bastard verglichen. Sie war in jeder Hinsicht eine unzweifelhafte *Laeta*. Fassen wir die ganze Aussaat zusammen, so ergibt dieses eine *Laeta* auf 641 + 434 = etwas über 1000 Pflanzen, ein Verhältnis, welches der oben berechneten Erwartung in genügender Weise entspricht.

Ich gelange jetzt zu den metaklinen Bastarden in den Kreuzungen von *O. cruciata* Nutt. mit *O. Lamarckiana* bezw. deren Derivaten. Sie fallen zwischen den Zwillingen *Laxa* und *Densa* sofort auf, indem sie der *O. cruciata* auffallend ähnlich sind. Jedoch stellen sie sich bald als Bastarde vom *Gracilis*-Typus heraus, da sie in ihren vegetativen Teilen weit kräftiger sind als die Mutterart und in den Blüten nur herzförmige Petalen führen. Sie sind völlig grün; gelbe, gelbliche oder bunte Exemplare fand ich nicht. Ich beobachtete sie in den folgenden Fällen:

	Kreuzung	1. Generation	Anzahl d. Indiv.	*Gracilis*
O. cruciata × *brevistylis*	1905	1907	60	3
„ × *rubrinervis*	1908	1909	60	2
„ × „	1911	1912	140	1
		Zusammen	260	6

Von den *Gracilis*-Exemplaren der beiden ersteren Versuche wurden nach Selbstbefruchtung Samen geerntet und 1912 gesät. Ich erhielt daraus 36 bezw. 130 Kinder, welche ausnahmslos *Gracilis* waren und alle mit herzförmigen Petalen blühten. Die erstere Kultur enthielt, wie zu erwarten war, kurzgrifflige Pflanzen, und zwar in einem Verhältnis von 23 %. Abgesehen von diesen letzteren waren alle Pflanzen aus den beiden Generationen dieser drei Versuche einander durchaus gleich.

---

[1]) *Linaria vulgaris* brachte die *Peloria*-Form gleichfalls in etwa 1 % ihrer Nachkommen hervor. Die Mutationstheorie Bd. I, S. 560.

§ 4. Nachahmung von Arten durch Kreuzung

Es ist eine sehr wichtige Frage, inwiefern es möglich ist, bestimmte wildwachsende oder im Garten durch Mutation entstandene Arten mittels einer Kreuzung von anderen Typen nachzuahmen. Es wird wohl allgemein angenommen, daß innerhalb der polymorphen Großarten die Möglichkeit vorliegt, daß eine gewisse Anzahl von elementaren Formen durch die geschlechtliche Verbindung anderer entstanden sein können. Es treten hier eine Reihe theoretischer Gesichtspunkte in den Vordergrund, von denen wohl der wichtigste ist, ob solche Nachahmungen ihrem Vorbilde nicht nur äußerlich, sondern auch innerlich gleich sind. Ich meine, ob sie sich in bezug auf ihre Variabilität und Mutabilität sowie auf die Ergebnisse ihrer Kreuzungen in derselben Weise verhalten. Denn aus den äußerlich sichtbaren Eigenschaften darf man darauf selbstverständlich noch nicht schließen, wie wohl zur Genüge aus den in diesem Buche angeführten Tatsachen hervorgehen dürfte.

Ich werde auf diese theoretischen Fragen hier nicht näher eingehen, möchte aber hervorheben daß die doppeltreziproken Kreuzungen heterogamer Arten ein ausgezeichnetes Mittel für das Studium solcher Nachahmungen liefern können. Manche Blütencharaktere verhalten sich isogam, während die vegetativen Merkmale heterogam sind. Indem man die letzteren aus dem doppeltreziproken Bastard ausschaltet, kann man, durch geeignete Selektion, in diesem die Blütenmerkmale des anderen Elters behalten.

Als Beispiel wähle ich die *Oenothera biennis cruciata*, welche durch Mutation aus der *O. biennis L.* von Zeit zu Zeit in unseren Dünen und auch sonst in Europa, fern von jeder möglichen Kultur von *O. cruciata Nutt.* aufgetreten ist (vergl. V, I § 1, S. 298). Es ist mir gelungen, diese Form durch eine geeignete doppeltreziproke Kreuzung nachzubilden. Da aber meine Rasse erst in diesem Sommer (1912) sich als konstant herausgestellt hat, muß ich mir Mutations- und Kreuzungsversuche mit ihr einstweilen vorbehalten. Es handelt sich somit vorläufig nur um die Aufgabe, durch eine Verbindung von *O. biennis L.* und *O. cruciata Nutt* eine der *O. biennis cruciata* äußerlich gleiche Rasse herzustellen.

Zu diesem Zwecke habe ich die beiden reziproken Bastarde *O. biennis* × *cruciata* und *O. cruciata* × *biennis* miteinander gekreuzt. Erstere Form führt den schmalblätterigen Typus *Gracilis*, letztere den breitblätterigen des *Rubiennis;* beide sind rotnervig und von dunklem Laube. Für die Beschreibungen verweise ich auf den zweiten Abschnitt Kap. II § 2 und 3, S. 64 und 71. Ich machte die Kreuzung im Sommer 1909 zwischen Individuen der dritten Generationen der betreffenden Bastardrassen. Die eine Rasse hatte herzförmige Petalen, die andere linealische, was durch die anfängliche Selektion bedingt war.

O. (biennis × *cruciata)* × *(cruciata* × *biennis)*[1]) erzog ich 1910 in der ersten Generation in 80 Exemplaren, von denen 29 geblüht haben. Sie waren einförmig, weder

[1]) Für die andere doppeltreziproke Kreuzung vergl. oben, Abschn. II Kap. III § 5 S. 99. Es sei hier nur bemerkt, daß durch sie eine Nachahmung bezw. Wieder-

Gracilis wie die Mutter, noch auch ***Rubiennis*** wie der Vater. Sie waren in den vegetativen Merkmalen von Anfang an durchaus dem peripherischen Großvater *O. biennis* gleich. Es verhielten sich somit die vegetativen Eigenschaften der *O. cruciata* als heterogam, indem sie aus dem doppeltreziproken Bastard anscheinend völlig ausgeschaltet wurden. Während der Blüte verhielt es sich in bezug auf die Form der Traube und der Brakteen, und später in bezug auf die Früchte genau so. Nur die Petalen machten eine Ausnahme. Es gab 25 Pflanzen, auf denen diese während der ganzen Blütenperiode herzförmig waren, drei mit halb linealischen sehr wechselnden Petalen, und eine einzige mit ausschließlich linealischen Blumenblättern. Diese Pflanze war von der durch Mutation entstandenen *O. biennis cruciata* nicht merklich verschieden. Ich hüllte ihre Blüten ein, um reine Samen zu bekommen; die Befruchtung fand ohne Hilfe statt.

Aus diesem Samen hatte ich 1912 eine zweite Generation, welche von Anfang an genau mit der normalen *O. biennis* verglichen wurde. Unterschiede fanden sich vor der Blüte nicht. Es waren 70 Pflanzen, von denen 35 geblüht haben. Sie hatten ausnahmslos linealische Petalen von derselben Form wie diejenigen der Mutante, und soweit die stellenweise ins Grünliche spielende Farbe es beurteilen ließ, auch von demselben Bau. Sonst war alles dasselbe, auch die Fruchtbildung. Es war somit durch Kreuzung und Selektion eine einförmige, dem gewählten Vorbilde äußerlich gleiche Rasse entstanden.

Aus dem Samen der Individuen von 1910 mit halblinealischen Petalen erhielt ich 1912 teils Nachkommen mit herzförmigen Blumenblättern, teils solche mit cruciaten Blüten. Aus diesen hätte ich somit, auf einem Umwege, auch wohl zu meinem Ziele gelangen können.

Kapitel II

Die Mutationsperiode von *Oenothera Lamarckiana*

§ 1. Mutationskoeffizienten von *Oenothera Lamarckiana*

Oenothera Lamarckiana bringt alljährlich, in nicht zu kleinen Aussaaten, eine ganze Reihe von neuen elementaren Formen hervor, welche meist sofort konstant sind. Die häufigeren dieser Formen sind jedes Jahr dieselben; daneben kommen aber viel seltenere vor, von denen einzelne bis jetzt nur ein einziges Mal entstanden sind. Die meisten sind völlig fruchtbar, Die *O. lata* ist aber nur weiblich, und manche neuen Formen sind in so hohem Grade steril, daß es noch nicht gelang, sie durch Samen zu vermehren.

Diese Erscheinungen folgen ganz bestimmten Regeln. Unter diesen interessiert uns hier zunächst die Tatsache, daß gewisse Mutanten stets häufiger auftreten als andere. Am häufigsten ist die *O. oblonga*, ihr folgen *O. lata* und *O. nanella*, viel seltener sind *O. rubrinervis*, *O. albida* und *O. scintillans*, und die seltenste ist *O. gigas* (Mut.-Th. I, S. 157). Es gab dieses Veranlassung zur Aufstellung von Mutationskoeffizienten, welche dann für *O. oblonga* auf etwa 1 %, für *O. rubrinervis* auf etwa 0,1 % und für *O. gigas* auf etwa 0,01 % veranschlagt worden sind (a. a. O., S. 239).

---

holung der in meiner Mutationstheorie (Bd. II S 593—634) beschriebenen Rasse *Oen. cruciata varia* dargestellt wurde. Diese Rasse war aber nur eine in einem botanischen Garten zufällig aufgefundene Form unbekannten Ursprunges.

Es lag mir daran, festzustellen, daß diese Mutationskoeffizienten sich im Laufe der Jahre nicht wesentlich ändern. Ich habe zu diesem Zweck auf dem ursprünglichen Fundort, von welchem ich meine frühere Rasse 1887 entnommen hatte, im Frühling 1905 wiederum Rosetten eingesammelt, um sie in meinem Versuchsgarten weiter zu kultivieren. Von diesen säte ich dann 1907 die rein befruchteten Samen, und dann nachher die zweite und dritte Generation. Dabei wurden die erhaltenen Mutanten jedesmal genau ermittelt, und wo es erforderlich schien, bis zur Blütenbildung und zum Fruchtansatz beibehalten. Die erste Generation wurde in möglichst großem Umfang, die beiden folgenden aber in beschränktem Maßstab untersucht (1910 und 1911). Ich erhielt die folgenden Anzahlen von Mutanten.

Ermittelung der Mutabilität der *Oenothera Lamarckiana* auf dem Fundorte bei Hilversum für 1905

	Anzahl d. Indiv.	*Oblonga*	*Nanella*	*Lata*	*Scintillans*	*Albida*	*Rubrinervis*	*Ovata*	Andere
1. Gen.	8452	59	46	35	20	18	2	1	5
2. Gen.	460	4	1	2	1	0	1	0	1
3. Gen.	100	1	1	0	0	1	1	0	0
Summe	9012	64	48	37	21	19	4	1	6

Zusammen also 200 Mutanten oder 2,2 %, eine Zahl, welche mit den früheren Bestimmungen sehr genau zusammenfällt. Da meine erste Rasse von 1887 stammt, hat sich somit die Mutabilität auf dem Felde in etwa 20 Jahren nicht merklich geändert.

Es ergeben sich hieraus ferner für die einzelnen Mutanten die folgenden Koeffizienten:

O. oblonga . . .	0,7 %
„ *nanella* . . .	0,5 „
„ *lata*	0,4 „
„ *scintillans* . .	0,3 „
„ *albida*	0,2 „
„ *rubrinervis* . .	0,04 „
„ *ovata*	0,01 „

Ferner habe ich auch die Mutabilität für aus dem Handel bezogene Samen bestimmt (1905), und zwar von verschiedenen Quellen; sie wich nicht wesentlich von den angegebenen Werten ab.

§ 2. Zunahme der Mutabilität

Unter den Abkömmlingen von *Oenothera Lamarckiana* sind einige in viel höherem, andere aber in viel geringerem Grade mutabel als die Mutterart. Es gehen also mit bestimmten Mutationen bestimmte, und zwar sehr ansehnliche Veränderungen in diesem Vermögen gepaart. In höherem Grade mutabel sind *Oen. lata* und *Oen. scintillans,* und es fällt dieses umso mehr auf, als wir hier eigentlich nur die Mutabilität in

den weiblichen Sexualorganen zu berücksichtigen haben. Denn die *O. lata* ist rein weiblich, und die *O. scintillans* ist heterogam, ihr Pollen hat die erblichen Eigenschaften der *O. Lamarckiana.*

In diesem Paragraphen werde ich meine Versuche mit diesen beiden Arten besprechen.

Oenothera lata habe ich stets nach reiner Befruchtung mit *O. Lamarckiana* untersucht. Im Sommer 1901 benutzte ich dazu neue Mutanten, später aber die daraus entstandenen Rassen. Ich fand die folgenden Zahlen:

Mutabilität von *Oenothera lata*

Jahr d. Ernte	Anzahl d. Indiv.	*Oblonga*	*Nanella*	*Scintillans*	*Albida*	*Rubrinervis*	*Ovata*	Andere	Summe
1901	323	5	3	0	0	2	0	0	10
1901	3622	20	10	4	92	10	8	0	144
1907	634	7	4	2	3	0	2	11	29
1909	48	0	1	0	0	0	7	0	8
Summe	4627	32	18	6	95	12	17	11	191

Im ganzen somit 4,1 % Mutanten, oder etwa doppelt so viel als bei der Mutterart, trotzdem die Möglichkeit der Beobachtung von *Lata*-Mutanten selbstverständlich ausgeschlossen war, und somit eine wichtige Gruppe wegfiel.

Auch ist die Verteilung der Mutationskoeffizienten eine wesentlich andere; darauf komme ich aber unten zurück.

Oenothera scintillans. Von dieser Art habe ich 1901 eine größere Kultur gemacht, und darin von 25 Pflanzen selbstbefruchtete Samen geerntet, welche ich dann von 1902—1908 nacheinander gesät und als Keimlinge ausgezählt habe. Außerdem habe ich noch 1899 und 1906 Samen geerntet, welche 1905 und 1908 ausgesät wurden. Die Ergebnisse waren die folgenden:

Mutabilität von *Oenothera scintillans*

Jahr	Anzahl d. Indiv.	*Oblonga*	*Nanella*	*Lata*	*Albida*	Andere	Summe
1899 . .	204	3	1	1	0	0	5
1901 . .	1495	113	0	7	0	2	122
1906 . .	738	32	0	1	2	1	36
Summe .	2437	148	1	9	2	3	163

O. rubrinervis und *O. ovata* sind in diesen Versuchen nicht aufgetreten. Im ganzen entstanden somit 6,7 % Mutanten, oder etwas mehr als aus der *O. lata.*

Aus diesen Tabellen habe ich die Mutationskoeffizienten für die einzelnen Mutanten berechnet, und stelle diese jetzt mit denen der *O. Lamarckiana* (S. 313) zusammen.

Mutationskoeffizienten für die Entstehung der einzelnen Mutanten

	aus *Lamarckiana*	aus *Lata*	aus *Scintillans*
O. oblonga . . .	0,7 %	0,7 %	6,1 %
„ *nanella* . . .	0,5 „	0,4 „	0,1 „
„ *lata*	0,4 „	—	0,4 „
„ *scintillans* . .	0,3 „	0,1 „	—
„ *albida* . . .	0,2 „	2,1 „	0,1 „
„ *rubrinervis* . .	0,04 „	0,2 „	0
„ *ovata*	0,01 „	0,4 „	0

Wie man sieht, beruht die Zunahme der Mutabilität vorwiegend auf der Vergrößerung des Mutationskoeffizienten für je eine Art. *O. lata* bringt sehr viel *Albida*, *O. scintillans* dagegen sehr viel *Oblonga* hervor. Sonst sind die Zahlen teilweise unverändert, teilweise etwas zu- oder abgenommen. Wichtig sind nur die beiden letzteren Mutanten, und namentlich die *O. ovata*, welche bis jetzt nur aus *O. lata* in ausreichenden Mengen für weitere Kulturen erhalten wurde.

Übrigens leuchtet es ein, daß kleine Differenzen innerhalb des Bereiches der unvermeidlichen Beobachtungsfehler fallen, und somit keine Bedeutung haben.

§ 3. Abnahme der Mutabilität.

Oenothera rubrinervis und *O. nanella* zeichnen sich durch einen sehr geringen Grad der Mutabilität aus. Die erstere brachte von 1889 bis 1895 nur 2 *Lata* und 5 *Leptocarpa* hervor (Mut.-Th. I S. 192 und 238), die letztere nur drei *Oblonga* und 4 *Lata* (a. a. O. S. 266). Auch später hat sich diese Sachlage nicht geändert. Von 1905—1911 erzog ich im ganzen 1780 *Rubrinervis*-Pflanzen aus Samen, ohne dabei jemals eine Abweichung zu beobachten, doch wurde dabei auf die erst im Spätherbst kenntliche *Leptocarpa* fast gar nicht geachtet. In derselben Periode erzog ich aus *Nanella*-Samen 1120 Pflanzen, von denen nur drei mutierten (1910), ohne dabei ihre Zwergmerkmale zu verlieren, aber auch ohne den Typus einer bereits bekannten Mutation anzunehmen.

Oenothera oblonga ist gleichfalls eine sehr konstante Form. Bis 1900 erhielt ich aus ihr durch Mutation nur 3 *O. albida*, 1 *O. elliptica* und 1 *O. rubrinervis* und zwar unter 2554 Individuen (Mut.-Th. I S. 210 und 246). Später habe ich aus 1906—1910 gewonnenen Samen 365 Exemplare erzogen, welche sämtlich *O. oblonga* waren, mit Ausnahme von 6, welche sich als *O. rubrinervis* ergaben.

Oenothera gigas hat bereits in ihrer ersten Generation Zwerge hervorgebracht, und dieses später fast alljährlich wiederholt. Aus 1904 geernteten Samen hatte ich 8 Zwerge auf 228 Individuen, also etwa 4%. Diese führten gleichzeitig die Merkmale der *Gigas*. Seitdem hat sich die Mutation alljährlich etwa in demselben Umfange wiederholt. Aus zwei 1910 in der 3. Generation aufgetretenen Zwergmutanten erhielt ich nach

künstlicher Selbstbefruchtung 1911 eine zweite und 1912 eine dritte Generation in 43 und 121 Ex., welche ausnahmslos Zwerge waren. Andere Mutationen kenne ich bis jetzt von dieser Art nicht; die schmalblättrigen Individuen gehören der fluktuierenden Variation an, da sie aus ihren Samen Pflanzen geben, deren Blattbreite in derselben Weise variiert, wie bei der breitblättrigen Rasse. Ich habe mich davon 1911 durch die Herstellung ausführlicher Kurven über die Breite der Blätter überzeugt. Sehr schmalblättrige Formen, d. h. solche mit linealischen oder nahezu linealischen Blättern dürften allerdings noch Mutationen verbergen, doch sind sie schwierig zu kultivieren und häufig steril. In den Fällen, in denen ich ihre Samen bis jetzt aussäen konnte, kehrten diese zum größten Teil zu dem normalen Typus der *O. gigas* zurück.



Fig. 115
Oenothera gigas nanella. Kranke junge Rosette aus der zweiten Generation. Juni 1911.

Wir dürfen diese neuen Arten somit als ziemlich konstant betrachten,



Fig. 116
Oenothera gigas nanella. Gesunde junge Rosette aus der zweiten Generation, am selben Tage aufgenommen wie Fig. 115.

indem erstens ihr Gesamtgehalt an Mutanten viel kleiner ist als bei der *O. Lamarckiana*, welche deren etwa 2% hat, und zweitens eine jede wesentlich nur eine oder zwei andere Formen hervorzubringen imstande zu sein scheint.

Fassen wir zum Schluß die älteren und neueren Angaben über die Mutabilität dieser vier Mutanten zusammen, so bekommen wir, mit Vernachlässigung der *Elliptica* und *Leptocarpa* und der Einzelheiten der Zählungen die folgende Übersicht:

	Exemp.	Mutanten	Zusammen in %
O. rubrinervis . .	6000	2 *Lata*	0,03
O. nanella . . .	20000	4 *Lata*, 3 *Oblonga*, 3 Andere	0,05
O. oblonga . . .	3000	3 *Albida*, 7 *Rubrinervis* . .	0,3
O. gigas	1000	9 *Nanella*	0,9

Selbstverständlich machen die prozentischen Zahlen auf Genauigkeit keinen Anspruch.

§ 4. Mutierte Sexualzellen.

Alljährlich kommen in meinen Bastard-Kulturen der Oenotheren Mutanten vor, und zwar sowohl in der ersten als in späteren Generationen. Meist sind sie Zwerge oder *Oblonga*-Exemplare. Gehören beide Eltern der mutierenden *Lamarckiana*-Gruppe an, so können sie in derselben Weise entstanden sein wie die Mutationen aus selbstbefruchteten reinen Rassen. Gehört aber nur der eine der Eltern zu dieser Gruppe und der andere zu einer der älteren Arten aus meiner Kultur, bei denen die betreffenden Mutationen sonst niemals vorkommen, so liegt es auf der Hand, anzunehmen, daß hier eine mutierte Sexualzelle befruchtet wurde. Daraus läßt sich dann weiter folgern, daß das Mutieren vor der Befruchtung und nicht etwa bei oder nach dieser stattfindet[1]).

In der Regel habe ich diese Bastard-Mutanten einfach beobachtet, und ihnen die Gelegenheit gegeben zu blühen, aber sie nicht künstlich befruchtet. Eine Ausnahme habe ich nur für einen einzigen Fall gemacht, den ich deshalb jetzt beschreiben will.

Oenothera (lata × Cockerelli) oblonga. Im Sommer 1905 befruchtete ich *Oen. lata* mit *O. Cockerelli*, säte die Samen 1906 und pflanzte die *Lata*-Exemplare und einige abweichende Typen aus. Sie blühten teils einjährig und wurden zum anderen Teil überwintert. Unter den 12 zweijährigen Exemplaren waren die meisten *Lata*, wie ich sie oben von dieser Kreuzung beschrieben habe (IV Kap. V § 4 S. 253); aber eines zeigte sich abweichend, indem es keine Eigenschaften der *O. lata* hatte, aber die Merkmale der *O. oblonga* mit denen der *O. Cockerelli* in sich vereinigte. Es wurde daher rein mit dem eigenen Staub befruchtet. Aus diesen Samen hatte ich 1908 ein größeres Beet mit 47 Pflanzen, welche ich genau mit den normalen Kulturen der *O. oblonga* desselben Jahres verglichen habe. Außerdem hatte ich in demselben Sommer aus einer Kreuzung von *O. oblonga × Cockerelli* neben drei *Velutina* eine *Oblonga*-Pflanze (S. 266), welche den

[1]) R. R. Gates nimmt an, daß die Mutation, namentlich bei der Entstehung von *O. gigas*, nach der Befruchtung stattfindet; Annals of Botany Bd. 25 und American Naturalist Bd. 45, 1911 S. 602.

ganzen Sommer über eine Rosette blieb, und die Merkmale der beiden Eltern in sich vereinigte.

Von den 47 erwähnten Keimlingen hatten im August 1908 etwa die Hälfte einen Stengel getrieben, während die übrigen Rosetten von Wurzelblättern geblieben waren. Die Stämme waren stark und dick, dicht beblättert mit freudig grünem Laube, aber ohne die zahlreichen kleinen Rosettchen in den Blattachseln, welche die normale *O. oblonga* auszuzeichnen pflegen. Die Form und Farbe der Blätter glich in allen Exemplaren dem erwähnten Vergleichsobjekte. Wie dieses, zeigten die Rosetten breitere und dadurch besser aneinanderschließende, den Boden völlig bedeckende Blätter, während diejenigen der echten *O. oblonga* sehr schmal sind und Lücken zwischen sich offen lassen (vergl. Tafel XX). Blattbreite 4 gegen 2,5 cm. Die Oberfläche ist nahezu flach, während sie bei der normalen *oblonga* sehr stark runzlig ist. An den Stengeln nimmt der Unterschied zu, indem hier die Blätter breiter und von hellerem Grün sind. Die Blüten der Bastard-Mutanten haben den Bau derjenigen der *O. Cockerelli*, sind aber etwas größer als diese, während die echte *O. oblonga* den Bau der Blüten der *O. Lamarckiana* hat; die ersteren haben somit regelmäßig Selbstbefruchtung; sie gaben bei reiner Bestäubung eine reichliche Ernte.

Während des ganzen Jahres verhielt sich das Beet somit wie ein Bastard von *O. oblonga* und *O. Cockerelli*, ohne Spur von *Lata*-Eigenschaften. Es war somit klar daß die Mutter aus einer in *Oblonga* mutierten Eizelle von *O. lata*, durch Bestäubung mit *O. Cockerelli* entstanden war.

Im Anschluß an dieses Beispiel werde ich die übrigen von mir beobachteten Fälle jetzt tabellarisch zusammenstellen, indem ich dabei für die nicht mutierten Individuen (ein-, zwei- oder dreiförmig) auf die im vorigen Abschnitt enthaltenen Beschreibungen, in denen diese Mutanten in der Regel aber nicht erwähnt wurden, verweise. Zufälligerweise beziehen sich alle verzeichneten Beispiele auf Verbindungen, in denen *O. Lamarckiana* oder einer ihrer Abkömmlinge die Mutter war.

Mutierte Eizellen, durch Kreuzung mit nicht mutierenden Arten zu Mutanten geworden

Kreuzung.	Kultur	Anzahl d. Indiv.	*Oblonga*	*Lata*	*Nanella*
O. Lamarckiana × *biennis* . . .	1912	260	0	1	0
„ „ × „ *Chicago*	1910	400	0	2	0
„ „ × *Cockerelli* . .	1912	190	0	2	0
„ *lata* × *bien. Chicago*	1907	106	1	0	0
„ *oblonga* × „ „	1912	316	0	1	0
„ „ × *Hookeri*	1912	80	0	1	0
„ *scintillans* × *bien. Chicago* . .	1909	60	2	0	0
„ „ × *biennis*	1908	103	5	1	0
„ „ × *Cockerelli* . . .	1908	73	2	1	0
„ „ × *Hookeri*	1909	62	5	0	0
„ „ × „	1910	104	0	0	1
„ *gigas* × *Cockerelli*	1911	60	0	0	1
Summe		1814	15	9	2

Außerdem entstanden 1912 aus einer 1911 gemachten Kreuzung von *O. oblonga* × *Cockerelli* neben den früher beschriebenen intermediären *Oblonga*-Exemplaren auch zwei sehr schöne Individuen vom Typus *Scintillans*.

Die Mutanten waren jedesmal die üblichen Zwischenformen zwischen den in den drei letzten Spalten angegebenen Typen und den betreffenden väterlichen Arten. Ich muß hier aber auf die Angabe der einzelnen Merkmale verzichten. Übrigens entstehen die Zwischenformen durch eine einfache Übereinanderlegung der Merkmale der beiden Eltern. Wie man sieht, hat *O. scintillans* den Hauptanteil an dieser Gruppe; sie ist ja auch sonst die am meisten mutabele Art in meinen Kulturen. Unter den Mutanten fehlen *Albida* und *Rubrinervis*, wohl weil ihre Zwischenformen zu leicht mit schwächlichen Individuen verwechselt werden.

Das Vermögen der Eizellen der *O. Lamarckiana* und ihrer Derivate, um vor der Befruchtung, und abhängig von einer etwaigen Mutabilität des befruchtenden Pollens zu mutieren, dürfte durch diese Versuche außer Frage gestellt sein. Dagegen läßt sich aus ihnen keineswegs ein Koeffizient für dieses einseitige Mutieren ableiten. Denn ich habe ja offenbar nur diejenigen Versuche angeführt, in denen Mutanten tatsächlich auftraten. Daneben standen alljährlich viel zahlreichere Kulturen gleicher Herkunft und gleichen Umfangs, in denen solches nicht der Fall war. Dadurch wird der Mutationskoeffizient selbstverständlich bedeutend niedriger, als er sich aus obigen Zahlen würde berechnen lassen.

Auch den aus solchen Art-Kreuzungen hervorgegangenen Bastarden fehlt das Vermögen der Mutation nicht, wenn sie es auch nur von einer der beiden elterlichen Arten geerbt haben sollten. Ich führe als Beispiele die Bastarde *Densa*, *Atra* und die metakline *Velutina* aus den Kreuzungen von *O. biennis Chicago* mit *O. Lamarckiana* an, welche mehrfach Zwerge hervorbrachten. Doch hätte eine weitere Behandlung dieser Tatsachen keinen Zweck.

Dagegen will ich hier einen Fall anführen, in welchem eine sonst nicht auftretende Mutation durch Benutzung der beschriebenen Methode ans Licht gebracht wurde. Es handelt sich um die cruciate Form von *Oenothera Lamarckiana*, welche ich in meiner Mutations-Theorie durch Kreuzung dieser Art mit einer Form mit linealischen Petalen dargestellt und beschrieben habe (Bd. II, S. 613, 616), welche aber als Mutante in meinen Kulturen bis jetzt nicht aufgetreten ist.

Befruchtet man *O. Lamarckiana* mit *O. cruciata* Nutt., so keimen die meisten Samen gelb und sterben bald ab, wie wir in Abschn. II Kap. IV gesehen haben (S. 163). Die wenigen Keimlinge, welche zur Blüte gelangen, haben stets herzförmige Blumenblätter. Erst in der zweiten Generation treten wieder linealische Petalen auf. Sollte nun in den Eizellen der *O. Lamarckiana* eine Mutation stattfinden, welche sie in der Richtung der *O. cruciata* abändern würde, so würden zwei Folgen möglich werden. Erstens würde die größere Verwandtschaft die Aussicht auf das Gelbwerden der Keime verringern, und zweitens würden die Bastarde voraussichtlich linealische Petalen haben. Selbstverständlich läßt sich weder mit Genauigkeit angeben, was man voraussetzen müßte, noch was man erwarten dürfte. Auch führe ich diese Betrachtung nur an, um auf eine mögliche Erklärung des von mir beobachteten Falles hinzuweisen.

---

[1]) Vergl. die Tabelle auf S. 266.

Von den gelben Keimen sterben weitaus die meisten. Im Sommer 1911 hatte ich von 13 gekreuzten Müttern etwa 1200 Keimlinge, von denen nur 40 am Leben blieben (S. 166). Von diesen waren 36 *Gracilis*, d. h. die normalen Bastarde zwischen beiden Eltern, zwei waren die unten zu besprechende *Hero*, und zwei führten den hier zu beschreibenden Typus (Fig. 117). Sie entstammten zwei verschiedenen Kreuzungen, waren sich aber dennoch von Anfang bis zum Ende der Kultur durchaus gleich. Sie waren in allen ihren Merkmalen offenbar Mutanten der *Lamarckiana*, obgleich von der *O. cruciata* befruchtet. Wären die 1200 Keime sämtlich grün und kräftig gewesen, so würde ich wohl nur eine kleine Gruppe ausgepflanzt haben, und hätte diese Derivate



Fig. 117
Oenothera (Lamarckiana × cruciata) percruciata. Mittleres Stengelblatt, Zweig mit cruciaten und Zweiglein mit halbcruciaten Blüten. Ende August 1911.

somit wahrscheinlich verloren. Da es aber so wenige und gelblichgrüne Keime gab, daß ich alle auspflanzen konnte, kamen die grünen Abweichungen notwendigerweise ans Licht. Wir haben hier somit eine Methode, um sehr seltene Mutationen nachzuweisen, und werden auf diese unten, bei der Besprechung der *Hero*, ausführlicher zurückkommen.

Ich lasse jetzt eine Beschreibung der beiden weiblich mutierten Pflanzen folgen.

Die beiden Exemplare waren bereits in früher Jugend als kleine Rosetten an ihren breiten Blättern kenntlich. Sie behielten dieses Merkmal am Stengel und an den blühenden Zweigen, auch die Bracteen waren kurz und breit (Fig. 117). Sie waren lebhaft grün, nicht gelblich oder bunt, eher etwas bläulich, aber glatt und unbehaart. Die

beiden Pflanzen erreichten schon im August über 1,5 m, während die *Gracilis* selten höher als 1 m werden. Da sich bald herausstellte, daß ihre Endrispen bei Selbstbefruchtung völlig steril waren, ließ ich auf jeder von ihnen etwa ein Dutzend Seitenzweige zur Blüte gelangen. Sie haben bis in den November reichlich geblüht; alle Blüten waren dabei cruciat, meist mit linealischen, später aber auch mit etwas verbreiterten Petalen (Fig. 117). Nach Befruchtung mit dem Staub der *Lamarckiana* setzten sie gute Früchte an, welche kurz, breit und nach oben verschmälert, und dadurch von denen der *Gracilis* deutlich verschieden waren. Die Samen dieser Früchte stellten sich aber bei der Aussaat als nicht keimfähig heraus, wie denn auch sämtliche, mehrere Hundert erreichende, frei von Insekten befruchtete Blüten nur tauben Samen brachten. Auch die Selbstbefruchtungen auf den Seitenzweigen gaben dasselbe Resultat. Die Pflanzen waren somit durchaus steril.

§ 5. Volle und halbe Mutanten.

Im vorigen Paragraphen wurde bewiesen, daß die Mutationen durch die Befruchtung mutierter Sexualzellen zustande kommen. Es ergeben sich daraus drei Möglichkeiten, je nachdem entweder beide oder nur eine der kopulierenden Sexualzellen mutiert sind, und je nachdem im ersteren Fall die beiden Elemente in derselben oder in verschiedener Richtung sich verändert haben. Es können z. B. in *Lata* mutierte Eizellen von zu *Nanella* bestimmtem Pollen befruchtet werden. Auf die Untersuchung solcher komplizierter Fälle werde ich hier aber nicht eingehen, sondern mich auf die beiden anderen Möglichkeiten beschränken.

Ist die Mutation nur eine einseitige, so kann man die entstehenden Individuen Halbe Mutanten nennen. Treten aber zwei in demselben Sinne mutierte Sexualzellen zusammen, so werden offenbar Volle Mutanten auftreten. Daß der letztere Fall seltener sein muß als der erstere, und zwar im Verhältnis des Quadrates, leuchtet sofort ein; ebenso daß er bei ausreichendem Umfang der Kulturen dennoch verwirklicht werden muß.

Am einfachsten und klarsten verhält sich diese Sache bei *Oenothera gigas*, für welche die Ermittelung der Anzahl der Chromosomen sofort vollen Ausschluß gibt. Sie hat die doppelte Anzahl — 28 — in Vergleich mit der Mutterart, welche 14 hat. Die halben *Gigas*-Mutanten müssen somit $14 + 7 = 21$ Chromosomen in ihren Kernen führen, und solche Formen sind durch die Untersuchungen von Miss Lutz und Stomps jetzt über allen Zweifel erhoben[1]). *Oen. gigas* zeichnet sich namentlich durch sehr dicke Blütenknospen aus, und seitdem man die Beziehung dieses Merkmales zu der Verdoppelung der Chromosomenzahl kennt, sind die beiden genannten Forscher auf den Gedanken gekommen, Individuen mit mitteldicken Knospen als vermutliche halbe *Gigas*-Mutanten zu betrachten und sie auf ihre Chromosomenzahl zu prüfen. Indem sie hier stets die Zahl 21 fanden, wurde die Existenz solcher halben Mutanten bewiesen, und daneben auch die Feststellung eines Mutationskoeffizienten ermöglicht. Die diesbezüglichen Versuche und Beobachtungen werde ich aber in den beiden nächsten Paragraphen besprechen.

---

[1]) Vergl. den nächsten Paragraphen.

Hier möchte ich nur auf die wichtige Frage hinweisen, ob vielleicht progressive Mutanten im allgemeinen nur durch beiderseitige Mutation entstehen können, und auf den Umstand, daß sie offenbar aus den betreffenden halben Mutanten nur durch eine zweite Mutation, und nicht etwa durch gewöhnliche Bastardspaltungen hervorgehen können. Dieses letztere geht für *Oenothera gigas* offenbar unmittelbar aus der oben nachgewiesenen Konstanz ihrer Bastarde hervor.

Für die übrigen Mutanten geben die Kerne leider einen solchen Anhaltspunkt nicht, da sie zumeist dieselbe Anzahl der Chromosomen führen wie die Mutterart. Wir wollen deshalb die einzelnen Fälle getrennt einer kurzen Betrachtung unterziehen.

Fangen wir mit *Oen. rubrinervis* an. Aus ihrer Kreuzung mit *O. Lamarckiana* oder mit anderen Mutanten entsteht, wie wir oben gesehen haben (S. 192—194) die *O. hybrida subrobusta*, welche nach Selbstbefruchtung reine *O. rubrinervis* abspalten kann. Wir dürfen daraus folgern, daß bei Selbstbefruchtung von *O. Lamarckiana* das Zusammentreffen einer in *O. rubrinervis* mutierten Sexualzelle mit einer normalen den Anstoß zu einer *Subrobusta*-Pflanze geben wird. Das wäre somit eine halbe Mutante, welche aber in diesem Falle sich in der nächsten Generation spalten und zum Auftreten reiner *O. rubrinervis* führen kann. Hier wird die volle Mutation in zwei Stufen erreicht. Die neue Art entsteht zunächst als Bastard, um erst nachher rein ans Licht zu treten. Abgesehen von den äußeren Formen, muß sich dieses auch in dem Mutationskoeffizienten verraten. Denn während dieser nur selten, und dann als Regel auch nur unwesentlich, über 1—2% hinaufsteigt, finden Bastardabspaltungen meist in höheren Verhältnissen, z. B. zu 10—20% oder mehr statt.

Die halbe Mutante würde sich also durch einen scheinbar viel zu hohen Mutationskoeffizienten als solche verraten. So trat z. B. 1905 aus einer Kultur von *O. lata* eine vereinzelte Mutante hervor, welche nach ihren äußeren Merkmalen eine *Subrobusta* war. Aus ihren selbstbefruchteten Samen spaltete sie etwa 20% *Rubrinervis*-Pflanzen ab, während die übrigen wiederum *Subrobusta* waren. Obgleich ich mir eine eingehendere Untersuchung dieser Erscheinung noch vorbehalten muß, genügt die Tatsache, in Verbindung mit den übrigen, um zu zeigen, daß die volle Mutation hier mittels zweier Stufen erreicht wurde, und daß die Zwischenstufe, die halbe Mutante, die *O. subrobusta* ist. Daraus geht dann weiter hervor, daß die in meinen Kulturen unmittelbar aus *O. Lamarckiana* oder aus anderen Mutanten hervorgegangenen Rassen von *O. rubrinervis* aus der Verbindung zweier im gleichen Sinne mutierter Sexualzellen entstanden sein müssen. Sie sind somit volle Mutanten. Dafür spricht auch der Umstand, daß sie isogam sind, indem ihr Pollen und ihre Eizellen sich bei Kreuzungen in derselben Weise verhalten.

Nahezu ähnlich ist die Sachlage für *O. nanella*. Aus ihrer Kreuzung mit der Mutterart entstehen zwei Formen, deren eine dem Vater, deren

andere aber der Mutter gleich ist. Solches muß somit auch bei der Kopulation von in *Nanella* mutierten Sexualzellen mit unveränderten stattfinden. Ein Teil der ersteren wird somit zu *Lamarckiana* werden; ihre Mutation geht, soviel wir wissen, ohne weitere Folgen vorüber. Ein anderer Teil schlägt zu der Form der Zwerge um. Diese sind volle Mutanten, wenn sie nicht etwa solche erst in der zweiten Generation abspalten sollten. Außerdem können Zwerge unmittelbar aus der Verbindung zweier mutierter Sexualzellen hervorgehen und in dieser Weise sind wohl die meisten meiner bisherigen Zwergrassen entstanden, wie aus ihrem isogamen Verhalten bei Kreuzungen hervorgeht. Hier kann die volle Mutation also in zweifacher Weise zustande kommen, ähnlich wie bei *O. rubrinervis*. Sie setzt das Zusammentreffen zweier mutierter Sexualzellen nicht unbedingt voraus, und dieses würde vielleicht z. T. das viel häufigere Mutieren der *Lamarckiana* in *O. nanella* als in *O. rubrinervis* (bei Ausschluß der *O. subrobusta*) erklären können.

Wiederum anders verhält sich *O. lata*. Sie ist offenbar selbst eine halbe Mutante. Sie ist als eine heterogame, inkonstante Rasse aufzufassen, deren Eizellen zwar die *Lata*-Eigenschaften auf ihre Kinder übertragen können, deren Pollen dieses Vermögen aber abgeben würde, wenn er nicht so völlig steril wäre. Für diese Auffassung sprechen zwei Gruppen von Tatsachen. Erstens, daß die *O. lata* bei alljährlicher Bestäubung mit *O. Lamarckiana* eine in gewissem Sinne konstante Rasse darstellt, welche in jeder Generation aus etwa 20% *Lata* und 80% *Lamarckiana* besteht. Zweitens daß die fruchtbaren Bastardrassen wie z. B. *O. lata* × *semilata* und *O. lata* × *Hookeri* solche heterogame Formen sind, welche nur in ihren Eizellen, nicht aber in ihrem Pollen, soweit untersucht, die *Lata*-Merkmale auf ihre Nachkommen übertragen.

Oen. scintillans verhält sich wie *O. lata*, abgesehen von der Fertilität ihres Pollens. Dieser führt keine *Scintillans*-Eigenschaften, wenigstens überträgt er sie niemals auf die Nachkommen, und verhält sich wohl stets nur wie unveränderter Pollen von *O. Lamarckiana*. Somit ist auch *O. scintillans* als eine heterogame inkonstante Rasse und als eine halbe Mutante aufzufassen.

O. lata und *O. scintillans* gehen nicht durch Bastardspaltungen in die entsprechenden vollen Mutanten über. Dazu wäre, wie bei *O. gigas*, eine zweite Mutation erforderlich. Diese müßte namentlich den Pollen umwandeln. Solches scheint bis jetzt in meinem Versuchsgarten nicht stattgefunden zu haben, wohl wegen des zu geringen Umfanges der betreffenden Kulturen. Aber vielleicht würden die „vollen“ *O. lata* und *O. scintillans* ganz anders aussehen, und nicht ohne weiteres als solche erkannt werden.

Für *O. oblonga* und die übrigen Mutanten reichen die vorhandenen Tatsachen noch nicht aus, um ein Urteil zu fällen.

Die mitgeteilten Betrachtungen lehren, daß das Mutationsvermögen der *O. Lamarckiana* noch bei weitem nicht erschöpft ist, sondern noch manche Aufklärungen über die Erscheinung der gruppenweisen Art-

bildung verspricht. Dazu sind aber wohl viel ausgedehntere Kulturen, unter wesentlich besseren Bedingungen als die bisherigen, und im speziellen wohl unter einem viel günstigeren Klima erforderlich.

§ 6. *Oenothera Lamarckiana semi-gigas*[1])

Bei der Besprechung der *Oenothera gigas*[2]) habe ich gezeigt, daß bei ihrer Entstehung im Jahre 1891 zwei in *Gigas* mutierte Sexualzellen von *O. Lamarckiana* zusammengetreten sein müssen, und daß, falls eine solche mutierte Zelle mit einer nicht mutierten kopuliert, ein Bastard entstehen muß, welcher die intermediären Eigenschaften der gleichartigen, aber künstlich hervorgerufenen Hybriden *Oen. gigas* × *Lamarckiana* haben wird. Wie bereits erwähnt, sind solche halbe *Gigas*-Mutanten in meinen Kulturen von Zeit zu Zeit aufgetreten, namentlich 1910 in einem schönen Exemplar, welches üppig blühte, aber ebenso steril war, wie es die namhaft gemachten Bastarde gewöhnlich sind, und gar keinen keimfähigen Samen reifte (S. 178).

Die Beschreibung dieser Pflanze habe ich bis jetzt verschoben, da sie sich am besten an den Gegenstand der beiden vorhergehenden Paragraphen anschließt. Denn diese lehrten, welche Folgen die Befruchtung mutierter Sexualzellen durch nicht mutierte hat, oder, was wohl viel wichtiger ist, sie zeigten, daß solche Befruchtungen tatsächlich und nicht seltener vorkommen als sich erwarten läßt. Die Erfahrung aber, daß das Mutieren vor der Befruchtung stattfindet, darf offenbar ohne weiteres auf die Entstehung der *O. gigas* und der halben *Gigas*-Mutanten: *O. Lamarckiana semi-gigas* angewandt werden.

Die in Fig. 118 und 119 abgebildete Pflanze keimte 1910 aus sorgfältig und rein befruchteten Samen, welche ich 1909 auf besonders zu diesem Zweck kultivierten Exemplaren meiner Rasse von *O. Lamarckiana* gesammelt hatte. Sie zeichnete sich bereits im April aus und wurde Mitte Mai in dem mit Glas überdeckten Teile meines Versuchsgartens ausgepflanzt, in welchem gleichzeitig *O. gigas* und *O. Lamarckiana*, sowie ihre Bastarde wuchsen. Die beiden reziproken Bastarde sind einander gleich, wie früher erwähnt wurde. Im Laufe des Sommers wurde es immer deutlicher, daß die neue Mutante mit diesen Bastarden genau übereinstimmte, und als die erste Blüte sich Mitte August öffnete, wurde dieses völlig klar. Die Blütenknospen und die unteren Brakteen der Rispe hielten genau die Mitte zwischen den beiden Arten (Fig. 119). Ebenso die geöffneten Blüten, deren Petalen breiter als bei *O. Lamarckiana*, aber weniger breit als bei *O. gigas* waren. Auch die Antheren und Narben zeigten sich intermediär. Die Früchte blieben klein, auch bei freiem Insektenbesuch, offenbar wurden die Samen nicht oder fast nicht befruchtet. Die Pflanze wurde etwa 2 m hoch. Ich ver-

[1]) Theo. J. Stomps, Die Entstehung von *Oenothera gigas*. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXX, 1912, S. 406.

[2]) Abschnitt IV, Kap. I, S. 175.

suchte ihren Wurzelhals zu überwintern, um die Achselknospen weiter zu kultivieren; dieses gelang aber, wie gewöhnlich, nicht.



Fig. 118
Oenothera Lamarckiana semi-gigas. Mutante aus *O. Lamarckiana.* Blühender Sproßgipfel im Anfang Sept. 1910.

Gates hat die Behauptung aufgestellt, daß *Oenothera gigas* nicht durch eine Mutation, sondern durch ein „Incident" aus *O. Lamarckiana*

entstanden sei. Insofern als ein Zufall eine Folge uns unbekannter Ursachen ist, mag er wohl recht haben, doch bringt uns sein Ausspruch auch nicht weiter. Ferner meint er, daß dieser Zufall nach der Befruchtung und nicht vor dieser stattgefunden haben muß[1]). Denn im letzteren Falle müßten zwei zufällig mutierte Sexualzellen zusammengetroffen sein. Wäre dem so, so müßte bisweilen auch eine in *Gigas* mutierte Zelle von einer nicht mutierten befruchtet werden und man müßte Mutanten mit den Merkmalen des Bastards und mit 21 Chromo-



Fig. 119

Oenothera Lamarckiana semi-gigas, Sept. 1910.

B Unteres Stengelblatt von *O. semi-gigas*, D Unteres Stengelblatt von *O. Lamarckiana*, A Untere Braktee der Blütenrispe von *O. Lamarckiana*, C^1 Untere Braktee der Blütenrispe von *O. semi-gigas*, C^2 Untere Braktee der Blütenrispe von *O. gigas*, K Reife Blütenknospen von: 1. *O. gigas*, 2. *O. semi-gigas*, 3. *O. gigas* × *Lamarckiana*, 4. *O. Lamarckiana*.

somen auftreten sehen. Da aber nun in unserem *Semi-gigas* ein solcher Fall vorliegt, wird die Diskussion GATES' hinfällig. Ihr Mangel an Berechtigung wurde überdies auch bereits von STOMPS dargetan[2]).

[1]) R. R. GATES, The stature and chromosomes of *Oenothera gigas*. Archiv f. Zellforsch. Vol. III, S. 544 und: Mutation in *Oenothera*, American Naturalist, Vol. 45, S. 933 (1911).

[2]) THEO. J. STOMPS, Kerndeeling en Synapsis by *Spinacia oleracea*. Amsterdam 1910.

Neuerdings hat Stomps auch für die oben beschriebene und in Fig. 118 und 119 abgebildete Pflanze die Kernplatten untersucht und zwar in den im Sommer 1910 fixierten jungen Blütenknospen[1]. Er fand in ihnen 21 Chromosomen, die erwartete Zahl, und folgert daraus, daß auch die früheren Exemplare von *O. semi-gigas*, welche gelegentlich in meinen Kulturen aufgetreten sind, aber nicht näher untersucht wurden, diese Anzahl von Chromosomen gehabt haben müssen. Außerdem hat Miss Anne M. Lutz in einer ausführlichen kritischen Arbeit die ganze Frage über allen Zweifel erhoben, indem in ihren Kulturen von *O. Lamarckiana* zehn Mutanten auftraten, welche sich durch dickere Knospen und die sonstigen Merkmale als *O. semi-gigas* erkennen ließen. Sie bestimmte für alle diese Mutanten die Zahl der Chromosomen und fand deren stets 21[2]. Im nächsten Paragraphen werde ich eine Methode beschreiben, um auf Grund dieser Erfahrungen den Mutationskoeffizienten für *O. gigas* zu bestimmen.

§ 7. *Oenothera hybrida Hero*

Aus den in § 4 mitgeteilten Erfahrungen läßt sich ableiten, daß auch bei Kreuzungen der *Oenothera Lamarckiana* mit fremden Arten von Zeit zu Zeit in *O. gigas* mutierte Sexualzellen befruchtet werden müssen. Nur sind sie offenbar so selten, daß bei dem gewöhnlichen Umfang meiner Versuche die Aussicht, sie zu finden, eine viel zu geringe war.

Größere Anzahlen von Keimpflanzen auf solche *Gigas*-Bastarde zu prüfen, gelingt aber in einem Falle leicht. Es sind dies diejenigen Kreuzungen, deren Keime zum weitaus größten Teil und bisweilen fast alle nur gelbe Kotylen haben und bald nach deren Entfaltung zugrunde gehen. Gibt nun die *Oenothera gigas* bei denselben Kreuzungen keine gelben, sondern nur grüne Keime, so werden diese am Leben bleiben. Es findet dann eine automatische Selektion statt; 99 % und mehr gehen zugrunde, aber die seltenen *Gigas*-Bastarde bleiben mit den übrigen grünen Keimen am Leben und brauchen durch die weitere Kultur nur aus diesen ausgeschieden zu werden.

Solche gelbe Keime entstehen, wenn *O. cruciata*, *O. muricata* und *O. Millersi* als Vater benutzt werden. Und zwar sowohl wenn *O. Lamarckiana* die Mutter ist, als wenn *O. rubrinervis*, *O. nanella*, *O. lata* oder *O. oblonga* gewählt werden. Nur *O. gigas* gibt keine gelben, sondern nur ausschließlich grüne Bastarde, wie wir in Abschnitt IV, Kap. I beschrieben haben. Die übrigen, gelblichen und grünen Bastarde aus diesen Kreuzungen haben den Typus *Gracilis*, und ich verweise hier somit auf den betreffenden Abschnitt (III, Kap. IV B, S. 163—169). Auch habe ich dort die Versuche beschrieben und die Anzahlen mitgeteilt, in denen die Bastarde auftreten. Diese Ziffern sollen hier deshalb zunächst übersichtlich wiederholt werden[3].

---

[1] Theo J. Stomps, Die Entstehung von *Oenothera gigas*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XXX, 1912, S. 406.

[2] Anne M. Lutz, Triploid mutants in Oenothera. Biolog. Centralbl. Bd. XXXII, 1912. S. 385—435.

[3] Die meisten der in der Tabelle verzeichneten *Hero*-Pflanzen haben reichlich geblüht; nur wenige haben aber selbstbefruchtete Samen getragen.

Die fraglichen grünen Bastarde tragen die Kennzeichen der *O. gigas* deutlich zur Schau, wenn auch in abgeschwächter Weise. Noch besser lassen sie sich mit der *Semi-gigas* vergleichen. Unten komme ich auf diese Merkmale zurück. Ich bezeichne sie, wie bereits in Abschnitt III, Kap. IV, S. 165 bemerkt wurde, und in Übereinstimmung mit STOMPS als *Oen. hybrida Hero*[1]), welcher Name im Anschluß an die bekannte abweichende Pflanze von *Ipomoea purpurea* gewählt wurde, welche DARWIN *Hero* genannt hat[2]).

Entstehung von *Oenothera hybrida Hero*

	Kreuzung	Anzahl der Keimlinge	*Hero*
O. Lamarckiana × *cruciata*	1903	300	2
„ „ × „	1903[3])	10	1
„ „ × „	1905	100	0
„ „ × „	1907	300	7
„ „ × „	1909	200	0
„ „ × „	1910	1200	2
„ „ × „	1910	950	2
„ „ × „	1911	1300	1
„ „ × „	1911	2400	0
„ *rubrinervis* × „	1911	250	1
„ *nanella* × „	1905	200	0
„ *lata* × „	1911	40	3
„ *oblonga* × „	1909—11	410	6
„ *Lamarckiana* × (*muri.* × *cruc.*)	1907	150	2
„ „ × *muricata*	1905	300	1
„ „ × „	1908	200	0
„ „ × „	1909	800	2
„ „ × „	1910	1800	0
„ „ × „	1911	1750	1
„ *rubrinervis* × „	1905—8	200	1
„ „ × „	1911	250	0
„ *nanella* × „	1905	100	0
„ *lata* × „	1907	250	0
„ „ × „	1911	200	2
„ *oblonga* × „	1909—11	360	1
„ *Lamarckiana* × *Millersi*	1908—11	1650	8
„ *oblonga* × „	1911	8	1
„ (*Lam.* × *Chic.*) *velut.* × *Millersi*	1910	140	1

Fassen wir diese Zahlen in Gruppen zusammen, so finden wir:

	Anzahl	*Hero*	*Hero* %
O. Lamarckiana × *cruciata*	6760	15	
„ „ × *muric.* × „	150	2	0,3
„ „ -Deriv. × „	900	10	
„ „ × *muricata*	4850	4	0,1
„ „ -Derivate × *muricata* . .	1360	4	
„ „ „ × *Millersi* . .	1658	9	0,6
„ („ × *Chic.*) *velu.* × „ . .	140	1	
	15818	45	0,3

[1]) THEO. J. STOMPS, Die Entstehung von *Oenothera gigas*, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXX, 1912, S. 406.

[2]) DARWIN, Cross and selffertilisation, S. 47.

[3]) Ausgesät 1912.

Die Differenzen zwischen den Ergebnissen der einzelnen Gruppen fallen wohl innerhalb der Fehlerquellen und wir dürfen somit das Mittel aus allen Bestimmungen als die wahrscheinlichste Zahl betrachten. Wir finden somit drei in *Gigas* umgewandelte Eizellen auf je 1000 Keime, und unter der Annahme, daß die Pollenkörner in demselben Verhältnis mutiert werden, wird der Koeffizient für die Entstehung von *O. semigigas* aus *O. Lamarckiana* den doppelten Wert haben und somit = 0,6 zu stellen sein. Daraus ergibt sich dann ferner, daß die Aussicht auf eine Kopulation zweier mutierter Sexualzellen dem Quadrate jener Zahl gleich sein muß. Für den Mutationskoeffizienten von *O. gigas* finden wir somit 9 Keimlinge auf 1000000 oder 0,0009 %. In meiner Mutations-Theorie hatte ich diesen vorläufig auf 0,01 veranschlagt[1]).

Für mehrere der *Hero*-Pflanzen, welche ich in den Jahren 1911 und 1912 kultiviert habe, hat Stomps die Anzahl der Chromosomen in den Kernen bestimmt, und zwar für die Pflanzen von 1911 in den ganz jungen Blütenknospen und für die übrigen in den Wurzelspitzen[2]). Es waren sämtlich Bastarde der ersten Generation, zusammen elf Individuen. Ausnahmslos wurden dabei 21 Chromosomen gefunden. Dieses lieferte den endgültigen Beweis, daß sie Bastarde zwischen in *Gigas* mutierten Eizellen und den für die Kreuzungen benutzten Vätern waren, und darf gleichfalls als Beweis betrachtet werden, daß die äußeren Kennzeichen völlig ausreichen, um die Natur der *Hero*-Pflanzen festzustellen. M. a. W., daß auch die in früheren Jahren kultivierten *Hero*-Individuen mit Recht als solche betrachtet worden sind.

Die Ermittelung der Anzahl der Chromosomen durch Stomps umfaßte die folgenden Fälle, welche sämtlich der ersten Generation nach der Kreuzung angehören.

	Hero mit 21 Chromosomen
O. Lamarckiana × *cruciata*	5 Ex.
„ *rubrinervis* × „	1 „
„ *lata* × „	3 „
„ *Lamarckiana* × *Millersi*	1 „
„ („ × *Chic.) velut.* × *Millersi*	1 „
Zusammen:	11 Ex.

Bastarde von *O. gigas* sind im allgemeinen in sehr geringem Grade fertil, und so verhielten sich auch die hier als *Hero* bezeichneten Pflanzen. Dennoch gelang es mir, in einigen Fällen aus ihnen eine zweite und dritte Generation zu erziehen. Sie wiederholten dann ihren Typus genau und konnten somit zu eingehenden Vergleichungen und zu weiteren Kreuzungsversuchen dienen. Dabei zeigte sich, daß die *Hero* stets die Merkmale der *O. gigas* in abgeschwächtem Grade aufwiesen, und sich

[1]) Die Mutations-Theorie, Bd. I, S. 239. Es sei hier daran erinnert, daß die Mutationskoeffizienten keineswegs konstante Zahlen, sondern innerhalb gewisser Grenzen von äußeren Einflüssen abhängig sind.

[2]) Theo. J. Stomps, Die Entstehung von *Oenothera gigas*, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXX, 1912, S. 406.

somit als Zwischenformen zwischen dieser und einer anderen Art verhielten. Je nach dem Vater waren aber kleine Unterschiede selbstverständlich vorhanden. Im Sommer 1912 habe ich neben zahlreichen blühenden *Hero*-Pflanzen verschiedener Herkunft und teils erster, teils zweiter Generation auch die reinen Bastarde von *O. gigas* × *cruciata*, *O. gigas* × *muricata* und *O. gigas* × *Millersi* in zahlreichen blühenden Exemplaren in der ersten Generation kultiviert und mich von deren völliger Identität in allen Merkmalen mit den entsprechenden *Hero*-Pflanzen überzeugt.



Fig. 120.
Oenothera (Lamarckiana × *cruciata) Hero*, 2. Generation, Sept. 1910.

Ich gebe jetzt eine Beschreibung der einzelnen Versuchsreihen.

Oenothera (Lamarckiana × *cruciata) Hero.* Aus der 1903 gemachten Kreuzung hatte ich zwei Exemplare von *Hero*, welche 1905 geblüht haben. Die Blütenknospen waren viel dicker und die Petalen deutlich breiter als bei *O. Lamarckiana*, die ganzen Pflanzen waren grün und kräftig, nicht gelbgrün oder bunt wie die *Gracilis*, die Stämme dick, über 1,5 m hoch, die Blätter dunkelgrün und flach, fast gar nicht bucklig. Beide Pflanzen zeichneten sich durch ihren prachtvollen Wuchs und den Reichtum ihrer großen und schönen Blumen schon auf den ersten Blick aus. Aus ihren selbstbefruchteten Samen erhielt ich 1907 nur fünf Keimlinge, welche alle geblüht haben. Drei waren ihren Eltern gleich, somit *Hero*, zwei hatten zwar dicke Blütenknospen, aber einen viel

mehr gedrungenen Bau; sie erreichten nur 50 cm an Höhe und setzten fast gar keine Früchte an, während die *Hero* große Früchte von normaler Form, wenn auch mit meist tauben Samen, macht. Von beiden Typen erntete ich die wenigen Samen, und beide zeigten sich im nächsten Jahre als einförmig und konstant. Von den *Hero* haben 27, von den gedrungenen 10 geblüht. Aus den *Hero*-Pflanzen leitete ich dann 1912 die vierte Generation ab, in der 70 Exemplare geblüht haben. Alle trugen durchaus denselben Typus wie ihre Vorfahren.

Auch aus den *Hero*-Pflanzen der Kreuzung von 1907 erzog ich eine zweite Generation (1910), welche aber nur zwei Exemplare umfaßte (Fig. 120), nachdem eine größere Anzahl als zu schwache Keimpflanzen zugrunde gegangen war. Die beiden *Hero*-Pflanzen aus der ersterwähnten Kreuzung von 1910 gaben 1912 eine zweite Generation, welche zusammen 126 Pflanzen umfaßte, von denen 14 geblüht haben. Auch diese trugen alle die Merkmale der *Hero*.

Den Beweis, daß die *Hero*-Pflanzen wirklich *Gigas*-Bastarde sind, kann man außer aus ihren sichtbaren Merkmalen aus ihrem Vermögen ableiten, unter ihren Nachkommen schmalblättrige Individuen hervorzubringen. Es ist dieses Vermögen eine Eigenschaft der *O. gigas*, welche diese in der Regel auf ihre hybriden Nachkommen überträgt. Ich habe ihre Bastarde mit *O. cruciata*, *O. muricata* und *O. Millersi* besonders darauf geprüft; sie enthalten dieselben vielförmigen schmal- bis linienförmigen Blättertypen wie die reine *O. gigas*. Solches gilt nun auch von der *Hero* und zwar sowohl in der ersten als in der zweiten Generation. Im ersteren Falle erschwert die Erscheinung oft den fraglichen Beweis. So erhielt ich z. B. aus 1911 gemachten Kreuzungen von *O. Lamarckiana* mit *O. muricata* eine Pflanze mit schön grünen linealischen, im Juli nur 1,5 cm breiten Blättern, welche offenbar eine *Hero* war, aber zu schwach war, um ihren Stengel zu treiben und also die Merkmale ihrer Knospen und Blüten nicht entfalten konnte. Dasselbe hatte ich, wie wir demnächst sehen werden, auch im vorhergehenden Jahre beobachtet.

Entstehen aber aus den selbstbefruchteten Samen der *Hero*-Pflanzen zum Teil solche schmalblättrige Individuen, so erhärten sie den Beweis der *Gigas*-Bastardnatur ihrer Mutter. Ich habe im Sommer 1912 selbstbefruchtete *Hero*-Samen aus der ersten Generation von 1911 von zwei Pflanzen und von 1908 aus der dritten Generation von vier Müttern ausgesät, neben einer Vergleichskultur von *O. gigas* × *cruciata*.

Diese Kulturen umfaßten:

	Anzahl d. Mütter	Anzahl d. Individ.	Schmalblättrig	Linienblättrig
O. gigas × *cruciata*, 1. Gen. . .	2	60	5	1
O. (Lam. × *cruc.) Hero*, 2. Gen.	2	61	4	0
O. (Lam. × *cruc.) Hero*, 4. Gen.	4	320	17	7

Im ganzen brachte die *Hero* also etwa 7 % schmal- und linienblättriger Exemplare, d. h. ungefähr ebenso viele wie in dem Kontrollversuch. Sowohl diese als die breitblättrigen stimmten in ihrem Äußern mit der Kontrolle überein (vgl. Taf. XIX).

Oen. (Lamarckiana × *muricata) Hero.* Diese Pflanzen weichen von den soeben beschriebenen in fast keinem Punkte ab. Eine zweite Generation erhielt ich 1911 aus der 1905 gemachten Kreuzung. Sie umfaßte nur drei Pflanzen, von denen nur eine geblüht hat; diese glich den *Hero*-Exemplaren von *O. Lam.* × *cruciata* durchaus, bildete aber nach Selbstbefruchtung gar keine Früchte, trotzdem etwa 30 Blüten darauf geprüft wurden. Die beiden anderen blieben den ganzen Sommer über Rosetten und sahen den linienblättrigen Formen von *O. gigas* zum Verwechseln ähnlich. Ihre Blätter erreichten etwa 20 cm Länge bei einer Breite von 1—2 cm und waren freudig grün.

Oen. (Lamarckiana × *Millersi) Hero.* Diese Form tritt hier etwas zahlreicher auf (S. 328), ist aber ebenso steril, und es gelang mir in zweiter Generation nur drei Keimlinge groß zu ziehen, von denen zwei zu schwach blieben, der dritte aber die Merkmale der *Hero* völlig entfaltete und auch etwas Samen hervorbrachte (1910). Im Sommer 1911 hatte ich wiederum, aus einer neuen Kreuzung, zwei Pflanzen, welche den Typus wiederholten. Sie waren überaus stark und schön, von demselben Baue wie die *Hero* aus den Kreuzungen mit *O. cruciata* und *O. muricata*, aber mit weniger dicken Blüten-

knospen (Fig. 121), welche dicht und zart behaart waren. Sie erreichten dieselbe Größe wie die neben ihnen wachsenden Exemplare von *O. Lamarckiana.*

Aus ihren Samen erhielt ich 1912 eine zweite Generation, welche im ganzen 16 Pflanzen umfaßte. Von diesen waren einige zu schwach, während die sieben besten den Sommer über am Leben blieben, im Juli ihre Stengel bildeten und im August blühten. Ich verglich sie mit einer benachbarten Kultur von *O. gigas* × *Millersi* und fand keine wesentlichen Unterschiede. Es gab zwei breitblättrige und fünf in verschiedenen Graden schmalblättrige unter ihnen.



Fig. 121.
Oenothera (Lamarckiana × *Millersi) Hero.*
Ende August, 1911. Gipfel oberhalb der selbstbefruchteten Früchte.

Oen. (Lamarckiana × *biennis Chicago) velutina* × *Millersi.* Auf diese Kreuzung bezieht sich die letzte Zeile in der Tabelle von S. 328. Ich machte sie 1910, und hatte in der zweiten Generation 1911 nur eine Pflanze, welche am Leben blieb, und sich durch filzig behaarte breite Blätter und dicke Blütenknospen als zu einer der Formen der *Gigas*-Bastarde gehörig verriet. Sie war mit dem eigenen Staub fast steril, gab aus den Samen von 10 Früchten nur elf Keimlinge, von denen 8 zu schwach waren und 3 sich weiter entwickelten. Sie waren deutlich *Gigas*-Bastarde; zwei waren breitblättrig und bildeten im Juni einen Stengel, während das dritte linienförmige Blätter hatte und eine schwache Rosette blieb.

Wie erwähnt habe ich die *Hero*-Pflanzen zu einigen weiteren Kreuzungen benutzt. Ich wählte die Kulturen, welche *O. cruciata* und *O. Millersi* als Vater oder als Großvater hatten (1909) und befruchtete sie mit *O. Lamarckiana*, mit *O. (muricata* × *Lamarckiana) laeta* und mit *O. Lamarckiana* × *biennis*. Aus jeder einzelnen Kreuzung entstand dabei eine äußerst formenreiche Gruppe[1]), welche teils bekannte Mutanten (z. B. *O. lata*, *O. scintillans* und *O. oblonga*) in ziemlich hohen Prozentzahlen wiederholte, teils ganz neue Typen umfaßte, von denen einige aus jeder Kreuzung in mehreren Exemplaren, andere aber seltener gesehen wurden. Leider waren auch hier die meisten samenarm, einige sogar völlig steril. Es lohnt sich nicht, hier Zahlen anzuführen, oder die neuen Formen zu beschreiben, doch scheint der ganze Versuch auf eine wesentliche Erhöhung der Mutabilität durch geeignete Kreuzungen hinzuweisen.

Kapitel III
Labile Pangene als Ursachen des häufigen Mutierens

§ 1. Die Anhäufung labiler Pangene in *Oenothera Lamarckiana*

Oenothera Lamarckiana unterscheidet sich von den übrigen Arten dieser Gattung nicht nur durch das Vermögen der Mutabilität, sondern auch, wie ich in diesem Buche ausführlich gezeigt habe, durch die Eigenschaft, bei vielen Kreuzungen eine zweiförmige erste Bastardgeneration zu geben. In beiden Beziehungen steht sie im Pflanzenreich bis jetzt nahezu vereinzelt da. Zwar kommen beide Erscheinungen auch sonst sehr verbreitet vor, aber Gattungen, in denen sie in so hohem Grade entwickelt sind wie hier, sind doch bis jetzt noch nicht bekannt.

Es liegt auf der Hand, für beide Erscheinungen eine gemeinschaftliche Ursache anzunehmen. Bevor ich aber die Argumente für eine solche Auffassung zusammenstelle (§ 2), scheint es wünschenswert, das Wichtigste aus dem, was meine Kreuzungen in dieser Richtung gelehrt haben, nochmals einer kritischen Betrachtung zu unterziehen.

Werfen wir dazu einen Blick auf die S. 294 gegebene Tafel. In dieser sind die Spaltungen in der ersten Generation durch die Bezeichnung labile Pangene angedeutet, und es fällt sofort auf, daß diese in *O. Lamarckiana* und deren Abkömmlingen so häufig sind, daß sie nahezu die Regel bilden, während mir unter den älteren Arten nur ein einziger Fall einer solchen Spaltung bekannt geworden ist *(O. nanella* × *biennis)*. Allerdings läßt sich für eine Kreuzung nicht ohne weiteres entscheiden, in welchem von beiden Eltern das fragliche Pangen labil ist, und muß man dazu eine Gruppe von Versuchen vergleichen, aber gerade auf Grund dieser Methode ist unsere Tabelle aufgestellt worden. Am besten wählt man die sämtlichen Bastardierungen in jeder einzelnen Spalte als eine solche Gruppe.

Diese unmittelbaren Spaltungen beziehen sich teilweise auf Eigenschaften, durch deren Mutation die neuen Arten entstehen, teilweise

---

[1]) Vergl. die entsprechende Kreuzung von *O. (Lam.* × *cruciata) gracilis* × *Lamarckiana*, welche die beiden Typen *Gracilis* und *Lamarckiana* hervorbringt (Abschn. III Kap. IV B § 1 S. 167).

auf solche, von denen eine Beteiligung am Mutieren noch nicht bekannt ist. Zu den ersteren gehören die hohe Statur und die Festigkeit der Fasern, durch deren Verlust die *O. nanella* bezw. die *O. rubrinervis* gebildet werden. Dann die Merkmale, welche die *O. lata*, *O. scintillans* und *O. oblonga* bedingen. Dagegen geben die *Gigas-* und *Brevistylis*-Erbschaften zu Spaltungen in der ersten Generation bis jetzt keine Veranlassung. Es geht hieraus hervor, daß auch solche Eigenschaften mutieren können, deren Träger in der Mutterart nicht im labilen Zustande vorhanden sind, nur sind gerade in den beiden angeführten Beispielen die Umwandlungen verhältnismäßig seltene. Für die Gruppe der *O. nanella* ist es, durch die Fälle, in denen die Spaltungen erst in der zweiten Generation beobachtet wurden, außer Frage gestellt, daß die betreffenden Pangene in den beiden Derivaten inaktiv, und somit in der *Lamarckiana* labil sind. Für die dritte Gruppe *(O. lata, O. scintillans)* nehme ich das Umgekehrte an, hier werden bei den Mutationen inaktive Pangene in den labilen Zustand übergeführt.

Allgemein gesagt ist die Anwesenheit zahlreicher labiler Pangene innig mit dem Vermögen der Mutabilität verbunden, aber es ist dabei keine Bedingung, daß die mutierenden Eigenschaften selbst von solchen getragen werden. Von diesem Gesichtspunkte erlangen nun auch jene Eigenschaften eine Bedeutung, welche zwar bei Kreuzungen zu unmittelbaren Spaltungen Veranlassung geben, aber, soweit bekannt, bis jetzt noch nicht durch Mutation neue Arten haben auftreten lassen. Als solche haben wir die *Laeta-* und die *Densa*-Eigenschaften kennen gelernt; sie bedingen die im dritten Abschnitt behandelten Zwillingsbastarde.

Außerdem besitzt die *O. Lamarckiana* noch eine Reihe von Eigenschaften, deren Kreuzungen Spaltungen in der ersten Generation bedingen. Als Beispiele führe ich *Laevifolia* und *Cruciata* an, aber unter der Bemerkung, daß ich ihr Verhalten nur nebenbei beobachtet und nicht eingehend untersucht habe. Für *O. laevifolia* verweise ich auf das früher Mitgeteilte (S. 295). *O. cruciata* bildet mit den älteren Arten in der Regel Bastarde, welche in der ersten Generation nur herzförmige Petalen haben, in der zweiten aber neben solchen auch Individuen mit cruciaten Blüten hervorbringen. Dagegen tritt diese Spaltung bei *O. cruciata* × *Lamarckiana* bereits in der ersten Generation ein und erzeugt *O. Lamarckiana* × *cruciata* neben *Gracilis*-Pflanzen mit herzförmigen, auch ganz vereinzelte Individuen mit linealischen Blumenblättern. Manche zerstreute Beobachtungen deuten darauf hin, daß hiermit die Reihe der labilen Pangene in *O. Lamarckiana* noch gar nicht erschöpft ist.

Doch genügen die angeführten, um einen sehr erheblichen Unterschied zwischen dieser Art und den übrigen wildwachsenden Formen sicherzustellen. Andererseits ist ja die Mutabilität auch keineswegs erschöpft. Neben den häufigeren und zu Versuchen brauchbaren Derivaten stehen die selteneren, wie *O. semilata*, *O. leptocarpa* und andere, welche

in diesem Buche kaum erwähnt worden sind, und eine Reihe neuer Formen, deren Kultur ich erst neuerdings angefangen habe.

Das Mitgeteilte führt zu einer schärferen Fassung einiger diesbezüglicher Begriffe. Offenbar ist eine Mutationsperiode durch die zeitweise Anhäufung labiler Pangene bedingt, und sie wird somit durch die Häufigkeit von Mutations-Kreuzungen angezeigt. Diese aber kennzeichnen sich durch die bereits in der ersten Generation sichtbare Zweiförmigkeit. Die Prämutation ist die Vorbereitung zu den Mutationen, und muß somit als das Übertreten stabiler (aktiver oder inaktiver) Pangene in den labilen Zustand aufgefaßt werden; je zahlreichere Pangene in dieser Weise umgelagert werden, umso höher wird der Grad der Mutabilität, doch ist das Mutationsvermögen, wie wir soeben gesehen haben, nicht etwa auf sie beschränkt. Ein Austritt aus der Mutationsperiode kann für bestimmte Eigenschaften stattfinden, wenn diese aus dem labilen in einen stabilen Zustand übertreten, sei es, daß sie dadurch die Mutation bedingen (Entstehung von *O. rubrinervis* und *O. nanella*), sei es als latente Mutation (S. 272—274; Stabilwerden der Statur-Eigenschaft in *O. rubrinervis*). Würden durch sichtbare bezw. latente Mutationen schließlich alle labilen Pangene stabil werden, so müßte die Mutationsperiode offenbar als solche aufhören[1]).

Man darf vermuten, daß latente Mutationen viel häufiger sind als sie sich bis jetzt gezeigt haben. Ich betrachte es keineswegs als unmöglich, auf Grund einer Selektion solcher Umwandlungen z. B. eine immutabele Rasse von *O. Lamarckiana* mit äußerlich nicht wesentlich veränderten Merkmalen herzustellen, nur fehlen augenblicklich die Kennzeichen, auf die sich eine solche Selektion zu basieren hätte. Ich wähle ein Beispiel. Man nehme an, daß die labilen Träger der Statur-Eigenschaft in *O. Lamarckiana* etwa ebenso häufig aktiv als inaktiv werden können. Die inaktiven verraten sich in den Zwergen, aber wie soll man die aktiven unterscheiden? (Vergl. § 3).

Eine sehr anziehende Frage ist die nach den Ursachen der Anhäufung labiler Pangene in *Oenothera Lamarckiana*. Insofern diese Anhäufung allmählich zustande gekommen ist, ist sie ein historischer Vorgang, der sich größtenteils unserem Studium entzieht (vergl. unten Kap. V). Andeutungen zur Lösung dieses Problems gibt die oben beschriebene Mutabilität der älteren Arten von *Oenothera* (Kap. I, § 1—3, S. 296 bis 310). Zum Teil ist das Problem aber dem experimentellen Studium dadurch zugänglich geworden, daß wir wissen, daß auch im Versuchsgarten der Umfang der Erscheinung zu- und abnehmen kann (Kap. II, § 2—3, S. 313—317). In den dort beschriebenen Fällen wurden einerseits labile Pangene in stabile oder stabile in labile übergeführt, und dieser Vorgang war an sich jedesmal eine Mutation.

Außerdem kommt es vor, daß bei Kreuzungen Pangene aus der einen Lage in die andere übergehen. Trifft dieses labile Erbschaftsträger, so wird dadurch offenbar der Grad der Mutabilität verringert werden müssen, wie z. B. bei der Entstehung von Zwillingen. Treffen aber aktive und inaktive Pangene zusammen, so besteht die Möglichkeit, daß sie dabei, wenigstens zum Teil, in die labile Lage übergeführt werden.

---

[1]) Vielleicht treten labile Pangene ebenso häufig latent in die aktive, als sichtbar in die inaktive Lage über, und führt dies bereits jetzt unsichtbar zu einem allmählichen Verluste der Mutabilität.

Beispiele dieses Falles habe ich im zweiten Abschnitt mehrfach beschrieben, es handelt sich dabei aber stets um Fälle, in denen gewisse Pangene bei den Vorfahren der zu den Kreuzungen benutzten Formen bereits labil waren, und durch diese somit wieder in die ursprüngliche Lage zurückkehren.

Einige Beispiele mögen hier wiederholt werden. Bei der Kreuzung von *Oen. muricata* mit *O. nanella* sind die *Alta*-Pangene in der Mutter aktiv und im Vater inaktiv. Bei der Entstehung der *Laeta* wird dann daraus der labile Zustand der Vorfahren der *O. nanella*, also der *O. Lamarckiana* wieder hergestellt (S. 226). Bei der Kreuzung von *O. rubrinervis* und *O. nanella* sind die *Alta*-Pangene gleichfalls einerseits aktiv und anderseits inaktiv. Dennoch kehren sie in den daraus entstehenden Individuen mit dem Typus der *Lamarckiana* in die für diese charakteristische labile Lage zurück (S. 216). Ebenso bei der Verbindung von *O. cruciata* mit *O. nanella* (S. 237—239) usw.

Es liegt auf der Hand, hier eine Mitwirkung der übrigen labilen Pangene, d. h. der labilen Träger anderer Erbschaften anzunehmen. Diese Auffassung beschränkt den Vorgang aber auf die Gruppen mutabeler Pflanzen und sucht in deren Mutabilität die Ursache der Erscheinung. Auch scheinen die Erfahrungen, welche in dem letzten Jahrzehnt so zahlreich an nicht mutabelen Arten gemacht worden sind, für diese Meinung zu sprechen, da man bis jetzt den Übergang des gewöhnlichen in den mutabelen Zustand als Folge von Kreuzungen noch nicht beobachtet hat. Dennoch sollte die Frage nicht aus dem Auge verloren werden. Denn wäre der Vorgang auch außerhalb einer Mutationsperiode möglich, so würde dadurch einer von den Faktoren gefunden werden können, welche das Eintreten einer solchen Periode bedingen. Vermutungen sind auf diesem Gebiete allerdings zahlreich und von verschiedenen Autoren ausgesprochen worden, aber eine eingehende Untersuchung liegt noch nicht vor[1]).

§ 2. Parallelismus zwischen labilen Pangenen und Mutabilität

Die Beziehungen zwischen der Erscheinung der Spaltung in der ersten Generation nach einer Kreuzung einerseits und der Mutabilität andererseits lassen sich noch weiter ausarbeiten. Es sei dabei daran erinnert, daß jene Spaltungen als Definition der Bezeichnung „labile Pangene“ gewählt worden sind, daß dieser Ausdruck sich somit aus Kraft dieser Definition auf sie bezieht, daß aber die Bedeutung der labilen Pangene für das Mutieren eine experimentell zu behandelnde Frage ist.

Unter dieser Einschränkung können wir die Anzahl der vorhandenen labilen Pangene mit dem Grade der Mutabilität vergleichen. Selbstverständlich nur ungefähr und in großen Zügen, aber dieses wird vorläufig für unsern Zweck genügen.

Fangen wir mit den älteren Arten an und nehmen wir von diesen einstweilen *O. biennis* aus. Sie weisen, unter sich gekreuzt, keine Spaltungen in der ersten Generation auf, und ihre Mutabilität ist jedenfalls eine äußerst beschränkte. Sie bilden zwar eine sehr polymorphe Gruppe, auch fand ich in Missouri die *O. salicifolia* als eine Mutante der *O. biennis Chicago*, aber sonst beschränkt sich das tatsächlich beobachtete Mutieren auf die Entstehung von *O. salicastrum* (S. 304) und andere ganz vereinzelte Fälle, sowie auf die metaklinen Bastarde von *O. biennis Chicago* und *O. cruciata* (vergl. diesen Abschnitt I § 3 Seite 308), d. h. auf Mutationen, welche bisher nur mittels Kreuzungen entdeckt werden konnten.

[1]) Man vergleiche übrigens die Einleitung zum vorliegenden Werke, sowie den ersten Abschnitt.

Günstiger steht es mit der europäischen *O. biennis.* Sie spaltet und mutiert im Versuchsgarten, beides aber fast nur in bezug auf eine einzige Eigenschaft: die Statur. Nach Selbstbestäubung oder nach Kreuzungen mit hohen Arten kann sie Zwerge hervorbringen, sowohl selbst wie ihre Varietät *O. biennis cruciata.* Und nach der Kreuzung ihres Pollens mit *O. nanella* tritt eine Spaltung ein, welche sogar in der Regel ein Übermaß von Zwergen entstehen läßt. Hier sind die beiden Erscheinungen also offenbar parallel und liegt die Annahme einer gemeinsamen Ursache auf der Hand.

Jetzt folgt *Oenothera Lamarckiana;* sie hat zahlreiche labile Pangene und einen hohen Grad der Mutabilität, indem sie auf je hundert Exemplare in der Regel etwa 2 Mutanten hervorbringt (Kap. II § 1 S. 313).

Von ihr weichen *O. rubrinervis* und *O. nanella* ab. Sie haben zwei, bezw. ein labiles Pangen weniger (S. 294) und ihre Mutabilität ist gleichfalls viel geringer: 0,3—0,5 % gegenüber 2,2 % (S. 315 und 317).

In der anderen Richtung weichen *O. lata* und *O. scintillans* ab. Sie sind durch den Übertritt des betreffenden Pangens aus dem inaktiven in den labilen Zustand entstanden (S. 294) und der Grad ihrer Mutabilität ist auf 4,1 bezw. 6,7 % gestiegen.

Die beiden übrigen Mutanten *O. oblonga* und *O. gigas* haben ein geringeres Mutationsvermögen als *O. Lamarckiana* (0,3 und 0,9 %, S. 317) und wohl auch weniger zahlreiche labile Pangene (S. 294), doch möchte ich hierauf wegen der obwaltenden komplizierteren Verhältnisse kaum Gewicht legen.

Wir können das Gesagte in der folgenden Übersicht zusammenstellen:

	Labile Pangene (aus Kreuzungen abgeleitet)	Mutationsvermögen
Ältere Arten	Keine	Sehr gering
O. biennis	Statur	Statur[1])
„ *Lamarckiana*	Zahlreich	2,2 %
„ *nanella*	Eins weniger	0,05 „
„ *rubrinervis*	Zwei weniger	0,03 „
„ *lata*	Eins mehr	4,1 „
„ *scintillans*	Eins mehr	6,7 „

Soweit meine Beobachtungen reichen, geht also die Anzahl der auf Grund meiner Kreuzungen angenommenen labilen Pangene mit dem Mutationsvermögen im großen und ganzen parallel[2]). Wir dürfen daraus schließen, daß die labilen Pangene unter den Ursachen des Mutations-

[1]) Neben Zwergen trat auch einmal eine *Semigigas* auf (vgl. oben Kap. I, § 1, S. 301).

[2]) Hierfür spricht wohl auch die *O. grandiflora,* welche nach Davis bei gewissen Kreuzungen Zwillingsbastarde gibt und in Mac Dougals Versuchen Mutationen hervorgebracht hat. Vgl. Abschn. I S. 18 Anm. 3 und S. 297 Anm. 2.

vermögens eine hervorragende Rolle spielen, oder kurz gesagt, daß sie die innere Ursache des häufigen Mutierens der *Oenothera Lamarckiana* sind.

§ 3. Äußere Merkmale labiler Pangene

Für den Aufbau der Mutationslehre bildet das Auffinden von mutierenden Pflanzen außerhalb der Gruppe der Nachtkerzen eine wichtige Bedingung. Mutationen sind allerdings in den letzten zehn Jahren vielfach beobachtet worden, aber mutierende Rassen sind dadurch dem Experimentator noch nicht zur Verfügung gestellt worden. Dennoch wäre es von höchstem Interesse, die Erscheinungen der Oenotheren auch an anderen Pflanzen wahrnehmen zu können, denn voraussichtlich würde dadurch unsere Einsicht in das Wesen dieser Vorgänge bedeutend gefördert werden.

Die im vorigen Paragraphen nachgewiesene Beziehung zwischen den labilen Pangenen und der Mutabilität ist geeignet, diese Aufgabe ihrer Lösung um einen Schritt näher zu bringen. Denn einerseits wird man jetzt nach Mutabilität vorwiegend dort sich umschauen, wo Kreuzungen eine zwei- oder mehrförmige erste Generation geben, anderseits fragt es sich, ob Eigenschaften, deren Träger labil sind, vielleicht sonst als solche zu erkennen sind.

Sehr auffallende Merkmale darf man allerdings nicht erwarten. In *Oenothera Lamarckiana* ist das Pangen der Statur labil, in *O. rubrinervis* aber aktiv (S. 294). Beide Arten sind aber gleich hoch und gleich reichlich verzweigt; ihre Blütenähren und Äste erreichen dieselbe Länge (S. 217). Für die äußere Tracht sind somit die labilen Pangene ebenso tätig wie die aktiven.

Vielleicht sind die Äußerungen labiler Pangene in geringerem Grade konstant, oder mit anderen Worten, in höherem Grade fluktuierend variabel als diejenigen stabiler Träger. Es muß vielen Beobachtern aufgefallen sein, daß die Merkmale von manchen Verlustvarietäten im Pflanzenreich so viel weniger fluktuieren als die entsprechenden Eigenschaften ihrer Mutterarten. Die *Oenothera Lamarckiana* hat mich, als ich sie zuerst kennen lernte, sofort durch ihre auffallende Variabilität getroffen, welche sich nicht nur in einem Fluktuieren der Maße, sondern auch in einem seltenen Reichtum an teratologischen Abweichungen zeigte. Auf Grund dieser Erscheinungen habe ich sie dann in Kultur genommen, und sie hat meine darauf basierten Erwartungen nicht getäuscht. Speziell trafen mich die Buckeln in der Blattfläche, eine im Pflanzenreich seltene und äußerst variable Erscheinung.

Wie dem auch sei, es muß sich lohnen, innerhalb der Gruppe der Oenotheren nach mehr oder weniger direkten Äußerungen der labilen Erbschaftsträger zu suchen. Sind z. B. die schlaffen Stengel und Äste der *O. lata* eine solche? Hier sind ja auch die Buckeln viel stärker entwickelt als sonst. Und wenn es gelingen sollte, solche Beziehungen nachzuweisen, so wird die weitere Aufgabe sein, ähnliche Erscheinungen bei anderen Pflanzengruppen aufzusuchen, um sie womöglich als Andeutungen einer bis jetzt noch verborgenen Mutabilität zu benutzen.

Shull hat die fluktuierende Variabilität von *Oenothera rubrinervis* und *O. nanella* mit derjenigen von *O. Lamarckiana* verglichen. Da die erstere Art zwei labile Pangene weniger hat als die letztere (Tabelle S. 294), würde man für sie eine geringere Fluktuation der betreffenden Merkmale erwarten. Doch stimmen seine Erfahrungen einstweilen nicht mit dieser Erwartung überein[1]). So variiert die Verzweigung der *O. rubrinervis* etwas mehr als diejenige der *O. Lamarckiana*, ebenso variiert die Länge des Stengels bei *O. nanella* bedeutend stärker als bei der Mutterart. Doch darf letzteres nach den neueren Erfahrungen, wenigstens zum Teil, auf Rechnung der oben beschriebenen Krankheits-

[1]) Mac Dougal, Vail, Shull and Small, Mutants and hybrids of the Oenotheras, Carnegie *Instit. of Washington,* Public. No. 24, 1905, p. 36—50 und 54—55. Vergl. auch: D. T. Mac Dougal, Heredity and the origin of species, *Smithsonian report* for 1908 p. 515.

erscheinungen gestellt werden (vergl. Abschn. IV Kap. III § 1 S. 209—213). Die Variabilitätskoeffizienten der Blätter (Länge, Breite und deren Verhältnis) stimmen für *O. rubrinervis* ziemlich genau mit denen der *O. Lamarckiana* überein usw.

Kapitel IV
Vermutliche äußere Mutationsursachen

§ 1. Andeutungen äußerer Ursachen

Jede Lebenserscheinung hat teils innere, teils äußere Ursachen. Je nach Umständen leuchten die einen oder die anderen mehr ein. Die Kenntnis der ersteren kann uns bei der Wahl unserer Versuchsobjekte leiten, wie wir dieses im vorigen Kapitel geschildert haben, die Erkenntnis der letzteren geht aber mit der Aussicht auf ein experimentelles Eingreifen Hand in Hand. Es sei deshalb gestattet, hier am Schluß einige Andeutungen über die Mittel und Wege zu geben, welche es vielleicht ermöglichen werden, das Mutationsvermögen allmählich zu steigern, um dadurch neue und zu Versuchen besser geeignete Mutanten hervorzurufen. Kennt man diese Mittel, so wird man sich der Hoffnung hingeben dürfen, sie auf andere Gattungen anwenden zu können und dadurch bis dahin unmerkliche Spuren von Mutabilität derart zu vergrößern und zu kräftigen, daß neue und vielleicht für die Landwirtschaft und den Gartenbau nützliche Mutationen geschaffen werden. Doch ist bis dahin wohl noch ein langer Weg von vorbereitenden Versuchen zurückzulegen.

Daß eine Steigerung der Mutabilität auch die Aussicht auf neue derivative Arten erhöht, hat mich die *O. lata* gelehrt. Ihr Mutationsvermögen ist etwa doppelt so groß, wie dasjenige der Mutterart (4,1 % gegenüber 2,2 %, S. 314), und in den letzten sechs Jahren habe ich gute neue Mutanten nur aus ihr erzielt. Von diesen habe ich jetzt einige in Kultur, doch konnte ich noch keine Versuche mit ihnen einleiten.

Der Grad der Mutabilität hängt offenbar von äußeren Ursachen ab. Die Gipfel blühender Sprosse im Herbst und die schwachen Seitenzweige liefern Samen, welche für das Studium des Vorganges wenig geeignet sind. Ebenso geben die Samen von Schwächlingen wenig Aussicht auf Erfolg. Die Düngung der Mutterpflanzen spielt auch eine Rolle. Ein kräftiger, bindiger, an Kalksalzen und Phosphaten reicher Boden wirkte in meinen Versuchen günstig, während ein sandiges Erdreich sich als ungünstig zeigte.

Auch die labilen Pangene scheinen durch äußere Umstände beeinflußt werden zu können. Ich schließe dieses aus den Abweichungen von den sonst üblichen Verhältniszahlen, welche in meinen Kulturen gar nicht selten waren, und die es mir mehrfach gelang durch Wiederholung der Versuche unter besseren Bedingungen zu beseitigen oder doch wesentlich zu verringern (S. 278—280). Man kann sich vorstellen, daß der Grad der Labilität der Pangene Schwankungen unterworfen ist und

daß äußere Einflüsse darauf eine Wirkung haben können. Vielleicht bedingen diese Schwankungen, wenn sie groß genug geworden sind, das Eintreten der Mutationen, und eröffnet sich hier ein Weg, um diese häufiger zu machen.

§ 2. Methode für spätere Untersuchungen

Überall, wo es nicht möglich ist, die äußeren Umstände derart zu verändern, daß sie eine sichtbare Wirkung auf die zu untersuchenden Lebenserscheinungen ausüben, tritt die Selektion an die Stelle des direkten Versuches. Die Lebensbedingungen wechseln von einem Individuum zum anderen, auch auf demselben Beete, bei gleichzeitiger Aussaat und gleicher Kultur. Man beurteilt die Sache nicht nach den Ursachen, sondern nach den Folgen.

Handelt es sich um das Studium erblicher Eigenschaften, so muß die Selektion sich nach diesen richten. Die äußere Erscheinung hat dann keine Bedeutung, ja nicht selten leitet sie den Forscher irre. Nur das Vermögen der Vererbung entscheidet. Die Selektion wählt nicht die dem Ziele äußerlich am nächsten kommenden Individuen, sondern richtet sich nach der Zusammensetzung der Nachkommenschaft. Je reicher diese an Erben ist, um so größer ist die Aussicht auf weitere Verbesserungen.

Dieses Prinzip der Wahl der Mutterpflanzen habe ich in meiner Mutations-Theorie (Bd. II) ausgearbeitet. Ich wählte dazu die Erscheinungen der Tricotylie und der Syncotylie, weil sie sich an den Keimlingen zeigen, und es dadurch möglich machen, bereits in den Keimschüsseln die Erbzahlen für die einzelnen Mütter zu ermitteln. Wählt man dann jedes Jahr die Mutter mit der höchsten Erbzahl für die Fortsetzung der Rasse aus, so schreiten diese Werte auffallend rasch empor. Innerhalb von drei oder vier Generationen erreicht man leicht Werte von etwa 90% (a. a. O. S. 281). Wählt man aber nach äußeren Merkmalen, z. B. die am schönsten tricotylen oder am vollständigsten syncotylen Keimpflanzen, für die Fortsetzung der Rasse, so erhält man keinen Fortschritt, oder doch nur ausnahmsweise eine unwesentliche Verbesserung.

Diese Erfahrungen berechtigen zu der Erwartung, daß man auch auf dem Gebiete der Mutabilität, durch Selektion auf Grund der Erbzahlen Fortschritte wird machen können. Die Mutabilität der einzelnen Individuen einer reinen Rasse ist keineswegs stets dieselbe: die Ernte der einen Mutter ist oft viel reicher an Mutanten als diejenige einer Nachbarin. Von *Oenothera scintillans*, welche gewöhnlich aus ihren Samen von 15—40% *Scintillans*-Pflanzen erzeugt, habe ich früher einmal eine Rasse gehabt, welche deren 66—93%, im Mittel 84% hervorbrachte. *Oenothera gigas* bringt meist etwa 2% Zwerge durch Mutation hervor, doch befruchtete ich 1910 eine Pflanze mit ihrem eigenen Staub, deren Samen auf 50 Keimlinge 10 Zwerge, also etwa 20% lieferten.

Dieselbe *Gigas* ist bisweilen sehr reich, bisweilen sehr arm an Individuen mit langen linealischen Blättern, je nach der Wahl der Mutter. Mehr Beispiele ließen sich anführen, doch mögen diese genügen, um zu zeigen, daß Anhaltspunkte für eine Selektion im obigen Sinne tatsächlich vorliegen. Man wird dabei auf die Anwesenheit labiler Pangene, wo immer möglich, zu achten haben, und vorzugsweise ihre Äußerungen als Selektionsmerkmale wählen.

Ein anderes Prinzip der Selektion dürfte von der Frage ausgehen, ob Mutanten, welche äußerlich gleich sind, solches auch immer innerlich sein müssen. Ist z. B. der Vorgang, durch welchen *Oenothera Lamarckiana* eine *Nanella* hervorbringt, stets derselbe? Sind die Rotnerven aus *O. lata* dieselben wie diejenigen aus der Mutterart? In den bisher darauf untersuchten Rassen von *Oen. rubrinervis* waren die Pangene der Statur aktiv geworden. Ist dieses immer der Fall, oder kann diese latente Mutation gelegentlich auch unterbleiben? Und können vielleicht andere latente Mutationen die sichtbaren begleiten? Von diesen Gesichtspunkten ausgehend kann man vielleicht durch ein vergleichendes Studium der Nachkommen verschiedener gleichnamiger Mutanten zu wichtigen Ergebnissen gelangen. Namentlich würde es sich lohnen, eine konstante Rasse von *O. scintillans*, eine *O. lata* mit einem stabilen *Lata*-Pangen oder eine unter allen Umständen gesunde Linie von *O. nanella* aufzufinden. Schließlich darf man von einer Verbindung der beiden Selektionsprinzipien eine wesentliche Zunahme der Mutabilität und damit die Erscheinung ganz neuer, zu verschiedenen Zwecken brauchbarer Formen erwarten.

Versuche in dieser Richtung habe ich angefangen, doch wird es notwendigerweise die Arbeit vieler Jahre erfordern, bevor sie spruchreif sind.

Kapitel V

Zusammenfassung

Versuchen wir jetzt, auf Grund der beschriebenen Versuche und Beobachtungen uns eine Vorstellung über das Wesen der gruppenweisen Artbildung, speziell bei den Oenotheren zu machen.

Die Arten aus der Verwandtschaft der *Oenothera Lamarckiana*, d. h. aus der Untergattung *Onagra*, bilden eine vielgestaltige Gruppe, deren jetzige Heimat Nordamerika ist. Die meisten Formen, namentlich unter den kleinblütigen Typen, sind im mittleren Teile der Vereinigten Staaten angehäuft, während man die großblütigen vorzugsweise in den westlichen und südlichen Staaten findet. Aus Amerika sind einige Formen im Lauf der letzten Jahrhunderte nach Europa übergeführt worden, und haben sich hier bald eingebürgert.

An allen bisher näher untersuchten Fundorten leben sie vorzugsweise auf verlassenen Äckern, auf den Rändern der Kulturfelder und

an Wegen. Wohl ausnahmslos ziehen sie den vom Menschen bearbeiteten Boden vor. In dieser Beziehung verhalten sie sich in Nordamerika genau so wie in Europa. Ich habe zahlreiche Fundorte, namentlich in Kansas, Missouri, Illinois, Indiana und anderen Staaten von Nordamerika besucht, und fand sie überall in derselben Weise verbreitet. Dasselbe fand ich für *O. grandiflora* in Alabama, für *O. Hookeri* in Kalifornien und für die kleinblütige *O. Tracyi* in der Küstengegend des Golfes von Mexiko. Auch die übrigen Fundorte verhalten sich in derselben Weise. Wo Flüsse größere oder kleinere Strecken Landes überschwemmt haben, wachsen sie gerne, wie ich dieses bei Courtney in Missouri beobachtete. Von solchen Stellen aus verbreiten sie sich bisweilen in einzelnen Exemplaren nach benachbarten nicht kultivierten Stellen, aber fern von solchen, in Wäldern oder in der Wüste, sind sie bis jetzt nicht gefunden worden.

Sie lieben einen lockeren, umgearbeiteten Boden, und dieses wird vermutlich durch die Ansprüche ihrer Wurzeln bedingt. Denn in experimentellen Kulturen fällt es stets auf, wie schwer sie sich, außerhalb des Frühlings, bewurzeln können. Dieses gilt beim Verpflanzen, bei Versuchen über das Anwachsen von Stecklingen usw.

Setzt sich der Boden im Lauf der Jahre, so wird er für die Nachtkerzen ungeeignet, und diese verschwinden, um an anderen neu bearbeiteten Stellen wieder aufzutauchen. Hier vermehren sie sich anfangs in zahllosen Individuen, um nachher allmählich wieder seltener zu werden. Offenbar wandern sie im großen und ganzen fortwährend von der einen Stelle zu einer anderen.

Aus diesen Tatsachen darf man wohl ableiten, daß Nordamerika, ebensowenig wie Europa, die eigentliche Heimat, das sogenannte Verbreitungszentrum dieser Gruppe ist. Mit Bartlett (Science 1913, S. 425) nehme ich an, daß sie aus dem Süden eingewandert sind, und daß ihr ursprüngliches Vaterland wohl irgendwo in Südamerika zu suchen ist. Von dortaus müssen sie dann vielleicht bereits in vorhistorischen Zeiten nach dem Norden gewandert sein.

Ferner nehme ich an, daß die Entstehung der vielen Dutzende von elementaren Arten[1]) wohl teilweise in der ursprünglichen Heimat und teilweise während jener Wanderungen stattgefunden hat. Auf letzteres deutet z. B. der Umstand hin, daß manche Typen bis jetzt nur von einem einzelnen Fundort bekannt sind, und daß die *Oenothera biennis cruciata* offenbar noch jetzt gelegentlich, und zwar in Europa, aus der Mutterform durch Mutation hervorgeht.

Jede einzelne Mutation muß selbstverständlich nicht nur innere, sondern auch äußere Ursachen haben. Vorläufig scheint es mir wahrscheinlich, daß die letzteren in einem Zusammenwirken extrem günstiger und extrem ungünstiger Lebensbedingungen zu suchen sind. Vor kurzem umgepflügte Länder dürften in Verbindung mit dem häufigen Hin- und

[1]) Vergl. Fig. 9, 10, 11, S. 34, 37 und Fig. 44, 45, S. 114—115.

Herziehen unserer Arten besonders geeignet sein, solche seltene Kombinationen ins Spiel treten zu lassen. Ist diese Ansicht richtig, so würde die Polymorphie der Gruppe wenigstens zum Teil als eine Folge ihrer eigentümlichen Bodenansprüche betrachtet werden dürfen.

Bei der jetzigen Lage unserer systematischen Kenntnisse bleibt die Reihenfolge, in der sich die einzelnen elementaren Arten aus einander entwickelt haben, Sache reiner Vermutungen. Am wahrscheinlichsten ist es, daß die ursprünglichen Typen zu der engeren Gruppe der amerikanischen *Biennis*-Formen gehörten, und daß aus dieser sich einerseits die großblütigen Arten, zu denen die *O. grandiflora, O. Hookeri* und *O. Lamarckiana* gehören, und andererseits die schmalblätterigen Typen der *O. muricata* und der *O. cruciata* entwickelt haben (Mut.-Theorie II, S. 470). Die europäische *O. biennis* vermittelt dann wohl den Übergang zwischen dem Anfangstypus und den großblütigen Arten[1]).

Die Mutabilität oder das Vermögen, durch Mutation neue Formen hervorzubringen, hat sich vermutlich in der Untergattung *Onagra* ganz allmählich entwickelt. Wahrscheinlich fehlte sie in der ursprünglichen Heimat nicht, hat aber in der Periode der Wanderungen wesentlich zugenommen. Den Beweis für diesen Satz liefern uns die sporadischen Mutationen, welche auch jetzt noch in verschiedenen Arten von Zeit zu Zeit auftreten. Ich erinnere hier namentlich an die schmalblätterige *O. salicastrum*, welche aus *O. biennis Chicago* entstand, an die mit ihr verwandte *O. salicifolia*[2]), an die metaklinen Bastarde[3]) derselben Spezies, welche auf Umwandlungen des Spaltungsvermögens für die *Laeta-Velutina*-Eigenschaft der *O. Lamarckiana* deuten, an die Mutationen von *O. muricata* (Fig. 109, S. 303) usw. Inwieweit diese Mutabilitätszüge zu der Entwickelung desselben Vermögens in der *O. Lamarckiana* in unmittelbarer Beziehung stehen, entzieht sich aber bis jetzt unserem Urteile.

Viel wichtiger ist deshalb die zuerst von Stomps beschriebene Tatsache, daß die europäische *O. biennis* zwei verschiedene Mutanten hervorbringen kann, welche, abgesehen von den spezifischen Merkmalen, mit zweien der wichtigsten Mutanten der *O. Lamarckiana* identisch sind. Ich meine die Zwerge und die *O. semi-gigas*, welche letztere als aus der Kopulation einer in *Gigas* mutierten Sexualzelle mit einer normalen hervorgegangen zu betrachten ist[4]). Hier haben wir offenbar eine direkte Anweisung einer früheren Stufe der Mutabilität. Die *O. biennis* ist im großen und ganzen viel weniger mutabel als die *Lamarckiana*. Wir dürfen annehmen, daß letztere diese beiden Mutabilitätszüge von irgend einem Vorfahren geerbt hat, sei es, daß dieser die *O. biennis* selbst oder eine andere mit ihr nahe verwandte Art war.

[1]) Vergl. Tafel V, *O. biennis*, mit Tafel II und VIII, *O. Lamarckiana* und *O. Hookeri* und mit Tafel VII, *O. muricata*.

[2]) Vergl. Fig. 110 auf S. 304.

[3]) Vergl. Fig. 113 auf S. 308.

[4]) Vergl. Fig. 108, S. 293 und S. 301.

Dieses leitet uns dann zu der Vorstellung, daß die einzelnen Faktoren, welche die so reichhaltige und vielseitige Mutabilität der *Lamarckiana* darstellen, nicht etwa gleichzeitig aufgetreten, sondern nach und nach von den Vorfahren unserer jetzigen Art erworben sein müssen.

Oder mit anderen Worten, es besteht die jetzige so auffallende Mutabilität unserer Pflanze aus zahlreichen, voneinander mehr oder weniger unabhängigen Einheiten, welche im Laufe der phylogenetischen Entwicklung sich allmählich in ihren Vorfahren angehäuft haben.

Es ist eine sehr wichtige Frage, ob solche Anhäufungen des Mutationsvermögens bei der Entwicklung der großen Züge des Stammbaumes des Pflanzen- und des Tierreichs eine wesentliche Rolle gespielt haben oder nicht. Derartige Mutationsgruppen oder Mutationsperioden sind aber in der Organismenwelt eine so häufige Erscheinung, daß man bei der Betrachtung der Verwandtschaften innerhalb der Familien sehr oft geneigt ist, ihnen eine große Bedeutung zuzuschreiben (Mut.-Theorie II, S. 701). Die Möglichkeit, daß auch vereinzelte Mutationen wesentlich zu der phylogenetischen Entwicklung beigetragen haben, soll dadurch aber keineswegs ausgeschlossen werden. Nur entziehen sich die letzteren bis jetzt fast ausnahmslos unserem experimentellen Studium.

Während sehr kräftig wirkende äußere Einflüsse vielleicht stets imstande sind, vereinzelte Mutationen hervorzurufen, lehren die Kulturen im Versuchsgarten unmittelbar, daß während einer Mutationsperiode auch die alljährlich wiederkehrenden Wechsel in den Lebensbedingungen die Oenotheren veranlassen können, zu mutieren. Wir müssen somit annehmen, daß die Anhäufung der einzelnen Faktoren des Mutationsvermögens eine derartige ist, daß sie die mutabelen Eigenschaften für äußere Einflüsse empfindlicher macht, und annehmen, daß diese Empfindlichkeit das Kennzeichnende einer Mutationsperiode ist.

Die inneren Vorgänge, welche die eigentlichen Ursachen der äußerlich sichtbaren Mutationen bilden, spielen sich nach den jetzt herrschenden Ansichten in den Zellkernen ab. Wir wollen somit versuchen, uns auch von ihnen eine bestimmte Vorstellung zu machen. Auf Grund meiner intrazellularen Pangenesis nehme ich dazu an, daß die stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften, welche ich Pangene nenne, sich in den Zellkernen in verschiedenen Zuständen befinden können. Einige von ihnen sind aktiv, andere inaktiv. Die aktiven treten in verschiedenen Phasen der Entwicklung des Individuums aus den Kernen heraus und vermehren sich im Protoplasma, bis sie dieses derart beherrschen, daß sie die von ihnen vertretenen Eigenschaften äußerlich sichtbar werden lassen können. Das ganze lebendige Protoplasma besteht aus solchen aus den Kernen abgeleiteten Pangenen und deren Nachkommen. Die inaktiven Pangene vertreten aber die latenten Eigenschaften, welche äußerlich nicht oder doch nur sehr gelegentlich sichtbar werden.

Neben diesen beiden stabilen Zuständen der Pangene nehme ich behufs der Erklärung der Eigenschaften mutabeler Pflanzen noch einen

dritten an, den ich den labilen nenne. Diese labilen Pangene verhalten sich, soweit meine Erfahrung reicht, in bezug auf die äußerlich sichtbare Entwicklung genau oder doch fast genau so wie aktive Pangene. Sie sind, ebenso gut wie diese, als Träger sichtbarer Eigenschaften zu bezeichnen. Bei Kreuzungen verhalten sie sich aber anders, und hierauf basiert sich eine Methode, sie durchaus unabhängig von den Mutationsvorgängen zu studieren, ihre Anwesenheit nachzuweisen, und sie mit den stabilen Zuständen der nämlichen Erbschaftsträger in anderen Mutanten zu vergleichen.

Die dabei vorwaltenden Prinzipien lassen sich kurz in den Sätzen zusammenfassen, daß bei Kreuzungen inaktive Pangene mit aktiven zu Spaltungen in der zweiten Generation Veranlassung geben, während inaktive Pangene mit labilen Antagonisten zusammengebracht solche Spaltungen bereits in der ersten Generation auftreten lassen. In allen Fällen, in denen man mit drei Rassen experimentieren kann, welche das fragliche Pangen in den drei verschiedenen Lagen enthalten, läßt sich die Frage nach diesen Zuständen also unmittelbar beantworten. Ich führe als Beispiel den folgenden Fall an. Die Eigenschaft der hohen Statur ist in *O. Lamarckiana* labil, in *O. muricata* aktiv und in den Zwergen latent. Somit findet man (S. 285):

	Abspaltung von Zwergen in der:
O. Lamarckiana × *nanella* . . .	ersten Generation.
O. muricata × *nanella* . . .	zweiten Generation.

Die Spaltung in der ersten Generation findet in der Regel nach gleichen Verhältniszahlen statt; diejenige in der zweiten folgt entweder den Mendelschen Regeln (bei isogamen Arten) oder ist eine einseitige, d. h. nur in dem einen Geschlecht auftretende, wie bei den heterogamen Formen.

Wenden wir das Prinzip der drei verschiedenen Lagen der Pangene auf die Lehre von der Mutabilität an, so haben wir zunächst den Satz, daß jede Änderung einer Lage als eine Mutation zu betrachten ist. Daneben bildet aber auch die Entstehung neuer Typen von Pangenen, welche die Grundlage der fortschreitenden Entwicklung in der Stammesgeschichte des ganzen Pflanzen- und Tierreiches ist, jedesmal eine Mutation. Offenbar sind diese letzteren, welche wir als progressive Mutationen unterscheiden, im großen und ganzen viel wichtiger als die ersteren, aber leider sind sie bis jetzt dem experimentellen Studium noch in viel geringerem Umfang zugänglich[1]).

Bei den progressiven Mutationen nimmt somit die Anzahl der vorhandenen Pangentypen jedesmal zu. Bei den übrigen bleibt diese An-

[1]) Mutationen finden teils im vegetativen Leben, teils gelegentlich der Befruchtung und wohl speziell bei der Kopulation der Chromosomen im Stadium der Synapsis statt. In apogamen Formengruppen muß die Entstehung neuer Arten offenbar auf vegetativem Wege stattgefunden haben (*Taraxacum*, *Alchemilla*, manche Abteilungen unter den Pilzen usw.).

zahl unverändert, und zwar bleibt auch die Stabilität dieselbe, falls nur aktive Merkmale in inaktive übergehen oder umgekehrt. Führt aber die Mutation stabile Pangene in die labile Lage über, so muß offenbar die Labilität und damit der Grad der Mutabilität zunehmen, während im entgegengesetzten Falle beide abnehmen werden.

Die Mutationen ohne Änderung der Stabilität der Pangene sind teils retrogressive, teils degressive. Im ersteren Fall wird die sichtbare Eigenschaft latent, im letzteren wird ein latentes Merkmal wiederum aktiv und sichtbar. Hier wird also in der Regel ein früherer Zustand wieder hergestellt. Den Übergang stabiler Pangene in labile kann man als Praemutation bezeichnen, da dabei offenbar eine Aussicht auf wiederholte Mutationen ins Leben gerufen wird. Gehen dagegen labile Pangene in stabile über, so vermindert bezw. verschwindet diese Aussicht, und kann man, für die betreffende Eigenschaft, von einem Austritt aus der Mutationsperiode sprechen. Werden in einer Rasse alle labilen Pangene stabil, so hört die Mutationsperiode offenbar ganz auf.

Dabei ist zu bemerken, daß die fraglichen Mutationen teils äußerlich sichtbar sein werden, teils nicht. Dieses läßt sich aus dem Umstande ableiten, daß sowohl aktive als auch labile Pangene in der Regel das Sichtbarwerden der fraglichen Eigenschaft bedingen. Gehen sie somit ineinander über, so hat man eine latente Mutation, gehen sie aber in die inaktive Lage über, oder umgekehrt, so ist die Mutation eine äußerlich sichtbare.

Nach diesen Auseinandersetzungen wenden wir uns wiederum zu der Mutationsperiode unserer Nachtkerzen. Die große Mutabilität wird hier offenbar durch eine Anhäufung labiler Pangene bedingt, und im allgemeinen dürfen wir wohl folgern, daß überall die gruppenweise Artbildung, welche zu der Entstehung von polymorphen Gruppen leitet, nach denselben Prinzipien zu deuten ist. Im untersuchten Beispiele läßt sich diese Anhäufung labiler Pangene, unabhängig von den Mutationen selbst, durch das Studium der Kreuzungen mit verwandten Arten nachweisen, und die Ergebnisse dieser Versuche habe ich in der Pangenentabelle auf S. 294 übersichtlich zusammengestellt. Man sieht dort auf den ersten Blick, welche Pangene in der *Lamarckiana* und ihren Abkömmlingen labil, in den älteren Arten aber stabil sind.

Nicht unmöglich ist es, daß in unserem speziellen Beispiele auch die bei den älteren Arten so weit verbreitete Heterogamie das Auftreten von labilen Pangenen begünstigt. Allerdings ist *O. Lamarckiana* selbst nicht heterogam, oder doch nicht in einem wesentlichen Grade. Dagegen sind aus ihr die beiden heterogamen Mutanten *O. lata* und *O. scintillans* entstanden, und hat *O. Lamarckiana* die betreffende Eigenschaft somit wohl von ihren Vorfahren im latenten Zustande geerbt. Als Heterogamie bezeichne ich die Erscheinung, daß gewisse Merkmale nur in dem einen Geschlecht vererbt werden und nicht auch durch das andere auf die Nachkommen übermittelt werden können. Dadurch ver-

halten sich die Eizellen und der Pollen einer solchen Art bei Kreuzungen verschieden. Heterogame Arten sind in der Regel konstant, die *O. scintillans* bildet aber eine inkonstante Rasse, indem sie sich in jeder Generation und im Mittel zu gleichen Teilen in zwei Typen spaltet. Sie enthält das betreffende Pangen in den Eizellen im labilen und im Pollen im inaktiven Zustande und dieses muß, nach obigem, bei jeder Befruchtung zu einer Spaltung führen[1]).

Die Mutabilität ist keineswegs auf die labilen Pangene selbst beschränkt. Unter ihrem Einflusse können auch andere Eigenschaften wiederholt mutieren, und wohl ebenso häufig wie die labilen Merkmale selbst. Denn in die *Lata* mutiert *O. Lamarckiana* nahezu ebenso oft wie in die *Nanella*, und auch die Verdoppelung der Chromosomen, welche die Entstehung der progressiven *Gigas* begleitet, ist verhältnismäßig nicht viel seltener. Hieraus darf man wohl ableiten, daß die sämtlichen mutabelen Eigenschaften der *O. Lamarckiana* in den Zellkernen von benachbarten stofflichen Trägern bedingt werden, und daß entweder diese Nachbarschaft oder besondere damit zusammenhängende Verbindungen die nicht labilen Pangene unter den Einfluß der labilen bringen und sie somit für äußere Eingriffe empfindlicher machen. Für diese Ansicht spricht auch der Umstand, daß die sämtlichen Mutationen sich in den vegetativen Merkmalen äußern, und daß die *Brevistylis*-Eigenschaft, welche offenbar im Bezirk der Blütenbildung liegt, einerseits niemals in meinen Kulturen durch Mutation entstanden ist und anderseits in ihren Kreuzungen sich stets als von den mutabelen Eigenschaften unbeeinflußt herausgestellt hat. Am einfachsten kann man sich dieses vorstellen, wenn man annimmt, daß in den Kernen die Träger aller mutabelen Eigenschaften unserer Pflanze in demselben Chromosom liegen. Dieses Chromosom könnte man vielleicht als das vegetative bezeichnen[2]).

Die Vorstellung von der gegenseitigen Beeinflussung der Pangene in demselben Chromosom könnte man leicht weiter ausarbeiten und einerseits auf das Auftreten sehr seltener Mutationen, anderseits auf spezielle Fälle ausdehnen. Hier wäre z. B. daran zu erinnern, daß in *O. lata*, deren *Lata*-Pangen labil ist, der Mutationskoeffizient für *O. albida* wesentlich höher ist als in der Mutterart, und daß dasselbe der Fall ist für *O. scintillans* in bezug auf die *Oblonga*-Eigenschaft (S. 315). Anderseits sind *O. nanella* und *O. rubrinervis*, welche durch das Stabilwerden von einem bezw. zwei labilen Pangenen zu entstehen pflegen, viel weniger mutabel als die Mutterart.

---

[1]) Aus diesem Verhalten kann man ableiten, daß bei getrenntgeschlechtlichen Pflanzen und Tieren die Bestimmung des Geschlechtes wahrscheinlich wesentlich durch den Antagonismus eines inaktiven und eines labilen Pangenes vermittelt wird. Eine solche Annahme würde das regelmäßige Auftreten der beiden Geschlechter, und zwar in annähernd gleichen Anzahlen von Individuen in einfachster Weise erklären.

[2]) Wahrscheinlich wird durch diesen Reichtum an labilen Pangenen dieses Chromosom selbst weniger stabil und bedingt es die von Miss Lutz beschriebenen Abspaltungen von kleinen überzähligen Chromosomen.

Die Mutationsperiode ist somit durch die Anhäufung von labilen Pangenen bedingt. Diese hat bereits in den Vorfahren der *O. Lamarckiana* angefangen, denn in der europäischen *O. biennis*, welche wohl den Übergang der ursprünglichen kleinblütigen Formen zu den großblütigen vermittelt hat, konnte ich durch Kreuzungsversuche mit *O. nanella* das Vorhandensein des Pangens der Statur im labilen Zustande nachweisen. In der Stammesgeschichte der *Lamarckiana* hat dann die Zahl der labilen Pangene vermutlich allmählich zugenommen, und die oben beschriebenen Mutationen der älteren Arten, sowie das von Davis nachgewiesene Vermögen der *O. grandiflora* bei gewissen Kreuzungen Zwillinge zu geben, welche mit den am besten bekannten Zwillingen der *O. Lamarckiana* übereinstimmen. sind wohl auch als Andeutungen dieser Zunahme der Labilität aufzufassen. Es liegt dabei auf der Hand, anzunehmen, daß die Vermehrung anfangs nur eine ganz langsame war, aber mit der Erwerbung jedes neuen labilen Pangens an Geschwindigkeit zunehmen mußte. Denn diese machen ja ihre Nachbarn für äußere Eingriffe empfindlicher. Daraus erklärt sich vielleicht, daß Arten mit annähernd demselben Grade von Mutabilität, wie die *O. Lamarckiana*, bis jetzt noch nicht aufgefunden worden sind. Die betreffenden Phasen des Prozesses wurden dazu wohl zu rasch durchlaufen.

Somit spielen die labilen Pangene bei der gruppenweisen Artbildung eine hervorragende Rolle, und bringt diese Vorstellung die Einzelheiten der ganzen Erscheinung unserem Verständnisse wesentlich näher. Außerdem eröffnet sie uns die Aussicht, auch die bisher kaum in Angriff genommene Frage nach den äußeren Ursachen der Mutationen in den Bereich unserer Versuche zu bringen.

Literatur über Oenothera seit 1901—1903.

I. Die Mutations-Theorie.

The Mutation Theory, experiments and observations in the origin of species in the vegetable kingdom, translated by Prof. J. B. Farmer and A. D. Darbishire, Chicago 1909—1910, 2 Vols. (Aus dieser Übersetzung ist derjenige Teil, auf den sich das vorliegende Werk bezieht, weggelassen).

Species and Varieties; Their origin by mutation I. Ed. 1905, II. Ed. 1906.

Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation, übersetzt von H. Klebahn. Mit 53 Abbildungen. Berlin 1906.

Soorten en Varieteiten; hoe zy ontstaan door mutatie. Vertaald door Dr. P. G. Buekers. Haarlem 1906.

Espèces et Variétés; leur naissance par mutations. Traduit par L. Blaringhem. Paris 1909.

Specie et varieta e loro origine per mutazione. Traduzione di F. Raffaele, 2 Vols, Milano 1908.

Plant Breeding, Comments on the experiments of Nilsson and Burbank, Chicago 1907.
Pflanzenzüchtung. Übersetzt von A. Steffen, Berlin 1908.
Het veredelen van Kultuurplanten, vertaald door Dr. P. G. Buekers. Haarlem 1908.
Intracellular Pangenesis, including a paper on fertilization and hybridization. Translated by C. Stuart Gager, Chicago 1910.
Die Mutationen in der Erblichkeitslehre. Vortrag, Berlin, Gebr. Borntraeger, 1912.

II. *Oenothera Lamarckiana*

Andrews, F. M., The botanical garden of the University of Amsterdam.
Plant World T. 13 p. 53—56, 1910.
— Twin hybrids (*laeta* and *velutina*) and their anatomical distinctions.
Bot. Gaz. 1910 Bd. 50 p. 193—201.
Bailey, Charles, De Lamarck's Evening Primrose on the sandhills of St Anne's on the Sea, North Lancashire.
Annual Address. Manchester Field Club 1907, pp 28.
— Further notes on the adventitious vegetation of the sand-hills of St. Anne's on the Sea.
Mem. and Proceed. Manchester Lit. and Phil. Soc. T. 51 Nr. 11 p. 1—16 1907.
Bartlett, H. H., Systematic studies on *Oenothera* I, Oenothera Tracyi Sp. nov.
Rhodora, J. of New. Engl. bot. Club, Vol. 13 Nr. 154, Oct. 1911.
— The Problem of the Identity of Oenothera Lamarckiana.
Science, March 14, 1913.
Boulenger, G. A., On the variations of the evening Primrose (*Oenothera biennis*).
Journ. of Bot. Vol. 45 p. 353—364. 1907.
Davis, B. M., Genetical studies on *Oenothera* I, Notes on the behavior of certain hybrids of Oenothera in the first generation.
Americ. Naturalist. Vol. 44 p. 108—115.
— Genetical studies on *Oenothera* II, Some hybrids of *Oenothera biennis* and *O. grandiflora* that resemble *O. Lamarckiana*.
Americ. Natural. Vol. 45 p. 193—233, 1911.
— Genetical studies on *Oenothera* III, Further hybrids of *O. biennis* and *O. grandiflora* that resemble *O. Lamarckiana*.
Americ. Naturalist Vol. 46, July 1912. S. 377—427.
— Cytological studies on *Oenothera* I, Pollendevelopment of *Oenothera grandiflora*.
Annals of Botany Vol. 23, p. 551—571, 1909.
— Cytological studies on *Oenothera* II, The reduction divisions of *Oenothera biennis*.
Annals of Botany Vol. 24 p. 631—651, 1910.
— Cytological studies on *Oenothera* III, A comparison of the reduction divisions of *Oenothera Lamarckiana* and *O. gigas*.
Annals of Botany, Vol. XXV Nr. C. Oct. 1911, S. 941—974.
— Was Lamarck's evening primrose a form of Oenothera grandiflora?
Bull. Tor. Bot. Club, 39: 519—533, 19 Na. 1912.
Gates, R. R., The chromosomes of *Oenothera* mutants and hybrids.
Proceed. Int. Zool. Congreß Boston 1907 pp. 4.
— Pollendevelopment in hybrids of *Oenothera lata* × *Lamarckiana* and its relation to mutation.
Bot. Gaz. Vol. 43, p. 81. 1907.
— Hybridisation and Germcells of Oenothera Mutants.
Bot. Gaz. 1907 Bd. 44 p. 1—21.
— The Chromosomes of *Oenothera*.
Science N S. Vol. 27 S. 193—195. 1908.
— A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*.
Bot. Gaz. T. 46 p. 1—34, 1908.
— Further studies on the chromosomes of Oenothera.
Science N S. 1908. Vol. 27, p. 335.

Gates, R. R., An analytical key to some of the segregates of Oenothera.
Rept. Missouri Bot. Gard. T. 20 p. 123—137. 1909.
— The stature and chromosomes of *Oenothera gigas* de Vries.
Arch. f. Zellforschung. T. 3 p. 525—552. 1909.
— The behavior of chromosomes in *Oenothera lata* × *gigas*.
Bot. Gaz. 1909 Bd. 48 p. 179—199.
— Apogamy in *Oenothera*.
Science N S. Vol. 30 p. 691—694. 1909.
— Studies of inheritance in the evening primroses.
Chicago Med. Recorder 1909 pp 6.
— Further studies on Oenothera Cytology.
Science T. 29 p. 269. 1909.
— Chromosome reduction in *Oenothera*.
Bot. Gaz. 1910 Vol. 49 Nr. I p. 65—66.
— Some effects of tropical conditions on the development of certain English *Oenotheras*.
Rep. brit Assoc. Advanc. Sc. (1909). Winnipeg 1910 p. 677—678.
— Abnormalities in *Oenothera*.
Rept. Missouri bot. Garden Vol. 21 p. 175—184. 1910.
— The material basis of Mendelian Phenomena.
Americ. Natural. Vol. 44 p. 203—213. 1910.
— The earliest description of *Oenothera Lamarckiana*.
Science T. 31 p. 425—426. 1910.
— Early historico-botanical records on the *Oenotheras*. Hier eine Liste der älteren Literatur über *Oenothera*.
Proc. Iowa. Acad. Science. 1910 p. 85—124.
— Studies on the variability and heritability of pigmentation in *Oenothera*.
Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. T. 4 p. 337—372. 1911.
— Pollenformation in *Oenothera gigas*.
Annals of Botany T. 25 1911.
— Mutation in *Oenothera*.
American Natural. Vol. 45, p. 577—606, 1911
— The mode of chromosome reduction.
Bot. Gaz. 1911 Bd. 51 p. 321—344.
— A contribution to a knowledge of the mutating Oenotheras.
Transact. Linn. Soc. London. Botany. Vol. VIII. Part. I. 1913.
Geerts, J. M., Über die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*.
Ber. d. d. bot. Ges. 1907. Bd. 25 p. 191—195.
— Bydrage tot de kennis van de cytologische ontwikkeling von *Oenothera Lamarckiana*.
K. Akad. d. Wet., Amsterdam 1908 p. 242—248.
— Beiträge zur Kenntnis der cytologischen Entwickelung von *Oenothera Lamarckiana*.
Ber. d. d. bot. Ges. 1908 Bd. XXVIa, S. 608—614.
— Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*.
Diss. Amsterdam, 1909 pp. 114.
— Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *O. Lamarckiana*.
Rec. Travaux Bot. Néerl. V 1909 p. 93—208.
— Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*.
Ber. d. d. bot. Ges. 1911. Bd. 29 p. 160—166.
Giglio-Tos, E., Les dernières expériences du Prof. de Vries et l'éclatante confirmation de mes lois rationelles de l'hybridisme.
Biol. Centralbl. Bd. XXXI Nr. 14 S. 417—425.
Goldschmidt, R., Die Merogonie der Oenotherabastarde und die doppeltreziproken Bastarde von de Vries.
Archiv für Zellf. 9. Band, 2. Heft. 1912.
Hill, E. J., *Oenothera Lamarckiana*, its early cultivation and description.
Bot. Gaz. T. 51 p. 136—140. 1911.

HONING, J. A., De tweeling-bastaarden van *Oenothera Lamarckiana.*
Diss. 1909 pp. 104.
— Das β-Xanthophyll als Blütenfarbstoff in der Gattung *Oenothera.*
Rec. Trav. Bot. Neerl. 1911. Vol. 8 p. 57—62.
— Die Doppelnatur der *Oenothera Lamarckiana.*
Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. 4 p. 227—278. 1911.
— Untersuchungen an *Oenothera*-Früchten und Samen.
Rec. Trav. botan. Néerl. Vol. 8 p. 65—96. 1911.
LECLERC du SABLON, M., De la nature hybride de l'Oenothère de Lamarck.
Revue générale de Botanique T. 22 p. 266—276. 1910.
LODEWYKS, J A., Vegetatieve Vermenigvuldiging van Oenothera's.
Diss. Amsterdam, 1908, pp. 114.
LUTZ, ANNE M., A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana* and one of its mutants, *O. gigas.*
Science N S. Bd. 26 S. 151—152. 1907.
— Chromosomes of the somatic cells of the *Oenotheras.*
Science N S. Vol. 27 p. 335. 1908.
— Notes on the first generation hybrid of *Oenothera lata* × *gigas.*
Science N S. Bd. 29 p. 263—267. 1909.
— The chromosomes of *Oenothera Lamarckiana,* its mutants and hybrids.
Internat. Zoologic Congress Boston. Aug. 1907.
— Triploid mutants in *Oenothera.*
Biol. Centralbl. 1912. Bd. 32 S. 384—435.
MAC DOUGAL, D. T., Mutation in plants.
Americ. Natural. T. 37 p 737—770. 1903.
— Discontinuous variation in pedigree-cultures.
Pop. Sc. Monthly, 1906 pp. 20.
— Heredity and the origin of species.
Smithsonian report for 1908 p. 505—523, und The Open Court 1905 pp. 32.
—, VAIL and SHULL, Mutations, Variations and relationships of the *Oenotheras.*
Carnegie Public. Nr 81. 1907.
—, VAIL, SHULL and SMALL, Mutants and hybrids of the Oenotheras.
Carnegie Public Nr. 24 p. 1—57. 1905.
NILSSON, H., *Oenothera gigas* framgängen som mutation i Sverige.
Bot. Not. 1909. S. 97—99.
— Die Variabilität der Oenothera Lamarckiana und das Problem der Mutation.
Zeitschr. f. ind. Abst. Bd. VIII, Heft 1 u. 2, 1912.
SCHOUTEN, A. R., Mutabiliteit en Variabiliteit.
Diss. Amsterdam, 1908, pp. 196.
STOMPS THEO. J., Kerndeeling en synapsis by Spinacia oleracea L.
Diss. Amsterdam 1910 p. 52—65.
— Die Entstehung von *Oenothera gigas.*
Berichte d. d. bot. Ges. Bd. XXX, 1912 S. 406.
— Mutationen von *Oenothera biennis.*
Biolog. Centralbl. 1912. Bd. XXXII Nr. 9 S. 521.
— Das Cruciata-Merkmal.
Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XXXI, Heft 3, S. 166. 1913.
STUART GAGER, C., Cryptomeric Inheritance in Onagra.
Bull. Torrey Bot. Club. T. 38 und Contrib. Brooklyn Bot. Garden Nr. 3, 1911 S. 461—471.
SWINGLE, W. T., Dimorphism of the gametes of Oenothera.
Science, June 9, 1911.
THOMPSON, H. STUART, Coast Oenotheras.
Journ. Bot. 43 : 62. 1905.
TISCHLER, G., Sammelreferat über neuere Arbeiten über *Oenothera.*
Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. V. 1911. S. 324—330.

VAIL, A. M., *Onagra grandiflora* Ait, a species to be included in the North American flora.
Torreya, Vol. V S. 9. 1905.
de VRIES, HUGO, On atavistic variation in *Oenothera cruciata*.
Bull. Torrey Bot. Club, 1903 p. 75.
— Teunisbloemen in Amerika.
Album der Natuur. 1905. p. 193—209.
— Über die Dauer der Mutationsperiode bei *Oenothera Lamarckiana*.
Ber. d. d. bot. Gesellsch. Vol. 23 p. 382. 1905.
— On Twin hybrids.
Bot. Gaz. Vol. 44. p. 401—407. 1907.
— Über die Zwillingsbastarde von *Oenothera nanella*.
Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XXVI a p. 667—676, 1908.
— Bastarde von *Oenothera gigas*.
Ber. d. d. bot. Ges. 1908. Bd. XXVI a. S. 754—762.
— On triple hybrids.
Bot. Gaz. Vol. 47. p. 1—8, 1909.
— Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis L.* und *O. muricata L.*
Biol. Centralbl. Bd. 31 p. 97—104. 1911.
— *Oenothera nanella*, healthy and diseased.
Science N S. Vol. 35 Nr. 906 S. 753. 1912.
ZEYLSTRA, H. H., *Oenothera nanella* de Vries, eine krankhafte Pflanzenart.
Biol. Centralbl. Bd. 41 p. 129—138. 1911.
— Over de oorzaak der dimorphie by *Oenothera nanella*.
Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 1910 S. 732—737.
— On the cause of dimorphism in *Oenothera nanella*.
Proceed Roy. Ac. of Sc. Amsterdam 1919.



Verzeichnis der Kreuzungen

Systematische Übersicht der in Abschnitt II—IV beschriebenen Bastardverbindungen aus der Gattung Oenothera

Bedeutung der Abkürzungen:

K = Konstanz.
R = Reziproke Verbindung.
Sp = Spaltung.
St = Stammbaum.
Tern = Ternäre, subternäre oder quaternäre Kreuzungen.
Zus = Zusammenfassung.

Die Zahlen geben die Seiten des Textes an. Die subternären, ternären und quaternären Verbindungen sind bei den betreffenden binären zu finden, falls nicht speziell angegeben.

I. Bastarde älterer Arten

A. Binäre Bastarde

biennis × biennis sulfurea 30 R 30
biennis × bi. Chicago 69, 71, 83 R 64, 66, 82
biennis × Hookeri 70, 83 R 65, 67, 82
biennis × Cockerelli 71, 83 R 66, 67, 82, 107
biennis × cruciata 71, 83, R 64, 66, 82
biennis × Millersi 94
bi. Chicago × Hookeri 74, 83 R 72, 80
bi. Chicago × Cockerelli 75, 83 R 73, 80
cruciata × Hookeri 77, 83
cruciata × Cockerelli 77, 83
cruciata × bi. Chicago 78, 83
cruciata × muricata 79 R 76
Cockerelli × Hookeri 59, 80 R 59, 80
muricata × biennis 39, 67, 82 R 43, 83
muricata × bi. Chicago 72, 80 R 79
muricata × Hookeri 80 R 79
muricata × Cockerelli 80 R 79
muricata × rhombipetala 51
strigosa × Hookeri 60 R 60
strigosa × Cockerelli 60 R 60
strigosa × muricata 84 R 84
strigosa × biennis 84 R 84
odorata × muricata 51
Sellowii × biennis 51 R 51
Sellowii × muricata 51
Sellowii × Lamarckiana 51 R 51

B. Doppeltreziproke, sesquireziproke und iterative B. 85

(bien. × muric.) × (muric. × bien.) 89 R 90
biennis × (muric. × bien.) 93 R 95, 96
(bien. × muric.) × biennis 92, 96 R 95, 96
bien. × bien. × (bien. × muric.) 95, 96
(biennis × Millersi) × biennis 94
muricata × (bien. × muric.) 93 R 96
(muric. × bien.) × muricata 92, 96 R 95, 96
muric. × muric. × (muric. × bien.) 95, 96
(bi. Chicago × bien.) × (bien. × bi. Chic.) 97 R 167
bien. Chicago × (bien. × bien. Chicago) 98
(cruciata × bien.) × (bien. × cruc.) 98
(Cockerelli × bien.) × (bien. × Cock.) 99
(Hookeri × bien.) × (bien. × Hookeri) 99 R 167

C. Spaltende Bastarde älterer Arten 100

Hookeri × biennis 102 St 104 Tern 104—107
biennis Chicago × Hookeri 103 St 104
cruciata × Hookeri 103 St 104 Tern 107

II. Bastarde zwischen älteren Arten und Oen. Lamarckiana

A. O. hybrida laeta und velutina 113 Zus 288

biennis × Lamarckiana 121, 125 K 126 Tern 135 Zus 277
biennis cruciata × Lam. 122 K 126
biennis sulfurea × Lam. 122
biennis × brevistylis 122 K 126
biennis cruc. × brevistylis 122 K 126
biennis × rubrinervis 122 K 126
bienn. cruc. × rubrinervis 122 K 126
biennis × nanella 122
(bienn. × Millersi) × (Millersi × Lam.) velutina 124
Cockerelli × Lam. 117, 125 K 129 R 117, 118, 125 K 129 Zus 280, 288
Cockerelli × nanella 118 R 118
Hookeri × Lam. 115, 118, 125 Sp 131 St 131 R 115, 118, 125 Sp 131, 132 St 131 Zus 280, 288
Hookeri × brevistylis 118
Hookeri × nanella 118 Sp 131 R 118 Sp 131
Millersi × Lamarckiana 123, 125 Zus 288
muricata × Lam. 119, 125 K 128 Fig. 55—56, S. 136—137
muricata × brevistylis 121 K 128
muricata × scintillans 121 K 128
muricata × nanella 121
strigosa × Lam. 117, 119, 125, R 117, 119, 125 Zus 288
blanda × Cockerelli 118 Zus 288
Lam. × bi. Chicago 124, 125 K 128 Zus 280, 289
nanella × biennis Chicago 124
lata × Hookeri 131 Sp 131
rubrinervis × Cockerelli 118

B. Kreuzungen von Laeta und Velutina 133, 140

(bienn. × Lam.) laeta × Lam. 135
(bienn. × Lam.) laeta × blanda 135
(bienn. × Lam.) laeta × Hookeri 139
(bi. × Lam.) laeta × (bi. × Lam.) vel. 142 R 143
(bi. × nan.) laeta × (bi. × nan.) vel. 142 R 143
biennis × (biennis × Lam.) laeta 135, 138
bienn. × (bienn. × bienn. × Lam.) laeta 138
bienn. × (bienn. × rubrinervis) laeta 138
bienn. × (muric. × rubrinervis) laeta 138
biennis × (bienn. × Lam. velut. × laeta) laeta 144
bienn. × Lam. (velut. × laeta) laeta × Hookeri 144
(bienn. × Lam.) velutina × Lam. 135
bienn. × (muric. × Lam.) velutina 138
(bienn. × Lam.) velutina × bienn. Chicago 139
(bienn. × Lam.) velutina × Hookeri 139
bienn. × (bienn. × rubrinervis) 138
(Lam. × bi. Chic.) laeta × Hookeri 139
(Lam. × bi. Chicago) velut. × Hookeri 139
(Hookeri × Lam.) laeta × Lamarckiana 133 R 133
(Hookeri × Lamarckiana) laeta × velutina 133 R 133
Hookeri × (bien. ×²Lam., laeta × velut.) laeta 144
Hookeri × (bien. × Lam., velut. × laeta) laeta 144
Hookeri × (Hookeri × Lamarckiana) laeta 133 R 133
(Hookeri × Lam.) velutina × Lamarckiana 133 R 133
(Hookeri × Lamarckiana) velutina × Hookeri 133
(muric. × Lam.) laeta × Lam. 135

C. O. hybrida densa und laxa 144 Zus 289—290

D. O. Lamarckiana × biennis 156

E. O. hybrida gracilis 163

III. Bastarde der Mutanten von Oen. Lamarckiana

A. Bastarde von O. gigas 175 Zus 268, 274

Lam. × gigas 184 R 183 Zus 286
(gigas × Lam.) × gigas 184 R 184
(gigas × Lam.) × Lam. 185 R 185
biennis × gigas 179, 180 R 179, 180 Tern 179
bienn. Chicago × gigas 179, 181 R 181
Cockerelli × gigas 180 R 179, 180
cruciata × gigas 182 R 182
Hookeri × gigas 180 R 179
muricata × gigas 179, 181 R 181 Tern 179
(muric. × nanella) × gigas R 186
Millersi × gigas R 182
laevifolia × gigas R 184
lata × gigas 186
nanella × gigas 186 R 186
oblonga × gigas 187 Zus 267
rubrinervis × gigas 187 R 187

B. Bastarde von O. brevistylis 188

biennis × brevistylis 189
bien. Chicago × brevistylis 189
Cockerelli × brevistylis 189
cruciata × brevistylis 189 Zus 290
Hookeri × brevistylis 189
muricata × brevistylis 189
laevifolia × brevistylis 190
nanella × brevistylis 190
rubrinervis × brevistylis 190

C. Bastarde von O. rubrinervis 190 Zus 190

biennis × rubrinervis 201 R 194
(bienn. × rubri.) velutina × laeta 202
(bienn. × rubri.) laeta × velutina 202
(bi. Chicago × rubrin. 205 St 204 R 195 St 197 Tern 198, 204 Zus 277 289
Cockerelli × rubrin. 199 St 199 R 200 St 200 Zus 277, 278, 280
(rubr. × Cock.) laeta × velut. 200
(rubr. × Cock.) velut. × laeta 200
cruciata × rubrinervis 204
Hookeri × rubrinervis 200 R 200
muricata × rubrinervis 201
Lamarckiana × rubrinervis 194 R 194 Zus 270, 278
brevistylis × rubrinervis R 194
laevifolia × rubrinervis 194 R 194
nanella × rubrinervis 194 R 194 Zus 270, vergl. unter D

D. Bastarde von O. nanella 205 Zus 268, 291, 292

nanella × Lamarckiana 207 R Zus 281, 285
nanella × brevistylis 207
nanella × laevifolia 207
rubrinervis × nanella 213 St 215 R 215, 216, 226 St 215, 217 Tern 216 Zus 277
biennis × nanella 232 St 233 Tern 233 Zus 277
(nanella × biennis) × bi. Chicago 234
biennis Chicago × nanella 234 St 235 R 233 Tern 234, 236 Zus 277, 289
Cockerelli × nanella 231 R 229 St 229 Tern 230, 232 Zus 277
cruciata × nanella 236 St 236 R 238 Tern 236, 238, 239 R Zus 290
(nanella × biennis) × cruciata 239
Hookeri × nanella 227 St 227 R 228 St 228 Tern 229 Zus 227, 280
muricata × nanella 218, 219, 221 St 219, 225, 226 Zus 277, 285
(muricata × nanella) velutina × biennis 241
Laeta × nanella Sp Zus 276 R 277
nanella × biennis 240 St 242 Zus 277
(nanella × biennis) × nanella 243
(nanella × biennis) semi-alta × biennis 244
(nan. × bienn.) semi-alta × bienn. Chicago 244

E. Bastarde von O. lata 244 Zus 271

F. Bastarde von O. scintillans 257 Zus 271, 273

G. Bastarde von O. oblonga 262 Zus 271, 278

Register

O

P

Verlag von Geb

W3

INDUK





Oenothera Lamarckiana Ser.



Oenothera Lamarckiana Ser.



Oenothera gigas.



Oenothera biennis L.



Oenothera biennis Chicago.



Oenothera muricata L.



Oenothera Hookeri Torr. & Gray.



Oenothera muricata × biennis.



Oenothera biennis × muricata.



Oenothera muricata × biennis.



Oenothera biennis × muricata.



Oenothera (Lamarckiana × Hookeri) laeta.



Oenothera (Lamarckiana × Hookeri) velutina.



Oenothera (Lamarckiana × Hookeri) laeta.



Oenothera (Lamarckiana × Hookeri) velutina.



Oenothera (muricata × Lamarckiana) laeta.



Oenothera (muricata × Lamarckiana) velutina.



Oenothera gigas.



Oenothera oblonga.



Oenothera rubrinervis.



Oenothera oblonga.

Hugo de Vries

Gruppenweise Artbildung

Mit 121 Abbildungen im Text und 22 farbigen Tafeln

Gebrüder Borntraeger
Berlin W 35
Schöneberger Ufer 12 a